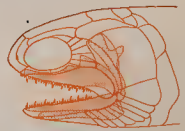
R 21

MÉMOIRES
DU MUSÉUM
NATIONAL
D'HISTOIRE
NATURELLE

SCIENCES
DE LA
TERRE
TOME 54
1988

Monette VÉRAN

Les éléments accessoires de l'arc hyoïdien des poissons téléostomes (Acanthodiens et Osteichthyens) fossiles et actuels



Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Directeur de la publication : Philippe BOUCHET
Rédacteurs (Editors) : P. BOUCHET, A. DUBOIS, C. ERARD
Secrétariat : Bernadette CHARLES
Conception graphique : Alain DEFILIPPI
Rédaction : 57, rue Cuvier
75005 Paris

Les Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle publient des travaux originaux majeurs (100 pages et plus) dans les domaines suivants : Zoologie (série A), Botanique (série B), Sciences de la Terre (série C). Les auteurs sont invités, pour toutes les questions éditoriales, à prendre contact avec le directeur de la publication.

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle publishes major original contributions (100 pages and over) in three different series : Zoology (série A), Botany (série B), Earth Sciences (série C). Prospective authors should contact the Editor. Manuscripts in French and English will be considered.

Vente en France
(uniquement)

Éditions du Muséum
Lionel GAUTHIER
38, rue Geoffroy St-Hilaire
75005 Paris
Tél. : (1) 43-31-71-24
Telex MUSNAHN 202641 F
CCP : 9062-62 Y Paris

Sales Office
(France excluded)

E. J. Brill
P.O. Box 9000
2300 PA Leiden
The Netherlands
Tel. : (071) 312624
Telex 39296 brill nl
Fax. (071) 317532

Parution et prix irréguliers. Les ordres permanents d'achat et les commandes de volumes séparés sont reçus par le service de vente. Catalogue sur demande. Une liste des derniers titres parus figure en page 3 de couverture.

Volumes are published at irregular intervals, and at irregular prices. Standing orders and orders for single volumes should be directed to the Sales Offices. Free price list and catalogue on request. Recently published memoirs are listed on page 3 of the cover.

The Muséum national d'Histoire naturelle also publishes a Bulletin.

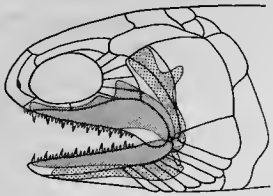
Source : MNHN, Paris

Bibliothèque Centrale Muséum

3 3001 90215915 8 MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Les éléments accessoires de l'arc hyoïdien des poissons téléostomes (Acanthodiens et Osteichthyens) fossiles et actuels



Source : MNHN, Paris

ISBN : 2-85653-154-7
ISSN : 0246-1196
© Éditions du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 1988.

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

SÉRIE C
SCIENCES DE LA TERRE
TOME 54

Monette VÉRAN
Muséum national d'Histoire naturelle
Institut de Paléontologie
8, rue Buffon
75005 Paris

Les éléments accessoires de l'arc hyoïdien des poissons téléostomes (Acanthodiens et Osteichthyens) fossiles et actuels

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

ÉDITIONS
DU MUSÉUM
PARIS
1988

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

A mon mari

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

SOMMAIRE

Pages

Résumé 13
Abstract 15

INTRODUCTION

REMARQUES SUR LA TERMINOLOGIE 18
REMARQUES SUR LA SYSTÉMATIQUE 19
MATÉRIEL ET TECHNIQUE 21
LISTE DES CARACTÈRES 21
ABRÉVIATIONS 22

LE SYMPLECTIQUE ET L'INTERHYAL CHEZ LES ACTINOPTÉRYGIENS

HISTORIQUE 25
Néoptérygiens 25
Chondrostéens actuels 25
« Chondrostéens » fossiles 27

ÉTUDE ANATOMIQUE DES « CHONDROSTÉENS » FOSSILES 28
Boreosomidae 28
Boreosomus reuterskioldi Stensiö 28
Boreosomus gillioti Priem 30
Boreosomus piveteaui Nielsen 30
Acrorhabdus sp. 30
Acrorhabdus bertili Stensiö 30

Ptycholepidae : *Ptycholepis bollensis* Agassiz 30

Pygopteridae : *« Pygopterus » degeeri* Stensiö 31

Cheirolepidae : *Cheirolepis canadensis* Whiteaves 32

Palaeoniscidae 34
« Pteronisculus » gyrolepidoides Stensiö 34
Pteronisculus aldingeri Nielsen et *P. magna* Nielsen 34

Coccocephalichthyidae : *Cocconiscus wildi* Watson 35

Colobodontidae : *Perleidus woodwardi* Stensiö 35

Conclusions anatomiques 35

DISCUSSION SUR LES HOMOLOGIES 37
Arguments embryologiques 37
Arguments anatomiques 37

CONCLUSIONS ET DÉFINITIONS 38

Source : MNHN, Paris

LE SYMPLECTIQUE CHEZ LES RHIPIDISTIENS

POROLÉPIFORMES : *Porolepis brevis* Stensiö 39
Palatocarré 39
Os de Meckel 40
Hyomandibulaire 40
Symplectique 42
Cératohyal 42

OSTÉOLÉPIFORMES 44

CONCLUSIONS 44

DISCUSSION SUR LA PRÉSENCE D'ÉLÉMENTS ACCESSOIRES CHEZ LES AUTRES GNATHOSTOMES

CHONDRICHTHYENS 47

PLACODERMES 47

TÉLÉOSTOMES 48

ACANTHODIENS 48

OSTÉICHTHYENS 49
Cladistiens (= Brachiopterygiens) 49
Actinistiens 50
Dipneustes 52
Tétrapodes 54

CONCLUSIONS 55

ESSAI DE PHYLOGÉNIE

RELATIONS PHYLÉTIQUES DES PRINCIPAUX GROUPES DE TÉLÉOSTOMES 57

MONOPHYLIE DES TÉLÉOSTOMES 57

DICHOTOMIE I : LES ACANTHODIENS, GROUPE-FRÈRE DES OSTÉICHTHYENS 57

MONOPHYLIE DES OSTÉICHTHYENS 58

DICHOTOMIES II ET III 59

DICHOTOMIE IV : LES ACTINISTIENS, GROUPE-FRÈRE DES CHOANATES 60

DICHOTOMIE V : LES DIPNEUSTES, GROUPE-FRÈRE DES TÉTRAPODES 61

RELATIONS PHYLÉTIQUES DES PRINCIPAUX GROUPES D'ACTINOPTÉRYGIENS 61

MONOPHYLIE DES ACTINOPTÉRYGIENS 61

DICHOTOMIE II A : LES CHEIROLEPIDIDAE, GROUPE-FRÈRE DE L'ENSEMBLE CLADISTIENS + ACTINOPTÉRIENS 62

DICHOTOMIE II B : LES CLADISTIENS, GROUPE-FRÈRE DES ACTINOPTÉRIENS 62

MONOPHYLIE DES ACTINOPTÉRIENS 62

DICHOTOMIE II Cx : LES POLYODONTIDAE, GROUPE-FRÈRE DES ACIPENSERIDAE 63

DICHOTOMIE II D : LES PTYCHOLÉPIFORMES, GROUPE-FRÈRE DES NÉOPTÉRYGIENS 64

DICHOTOMIE II Da : LES BOREOSOMIDAE, GROUPE-FRÈRE DES PTYCHOLEPIDAE 64

Source : MNHN, Paris

Monophylie des Néoptérygiens 65
Dichotomie II E : les Ginglymodi, groupe-frère de l'ensemble Parasemionotidae + Halécostomes 65
Dichotomie II F : les Parasemionotioae, groupe-frère des Halécostomes 66
Dichotomie II G : les Halécomorphes, groupes-frère de l'ensemble Macrosemiidae + Semionotidae + Téléostéens 67
Dichotomie II H : les Macrosemiidae, groupe-frère de l'ensemble Semionotidae + Téléostéens 70
Dichotomie II I : les Semionotidae, groupe-frère des Téléostéens 71
Monophylie des Téléostéens 73
CONCLUSIONS 73

ÉVOLUTION MORPHO-FONCTIONNELLE DES ÉLÉMENTS ACCESSOIRES

LE RÔLE DU SYMPLECTIQUE DANS LA SUSPENSION DES MÂCHOIRES .. 77
États primitifs des Téléostomes et des Ostéichthyens 77
État primitif des actinoptérygiens 78
Cladistiens 78
Acipensériformes 79
Téléostéens 79
Choanates 80

LE SYMPLECTIQUE ET L'INTERHYAL DANS LES MÉCANISMES DE RESPIRATION ET DE MANDUCATION 81

Stade primitif des Ostéichthyens 81
Fonction du symplectique dans l'expansion latérale de la cavité bucco-pharyngienne 81

Stade chondrostéen 84
Fonctions du symplectique 84
Expansion latérale de la cavité bucco-pharyngienne 85
Élévation de la mandibule 86
Fonctions de l'interhyal 86
Expansion latérale de la cavité bucco-pharyngienne 86
Abaissement de la mandibule 86

Stade téléostéen 88
Perte des fonctions du symplectique 88
Accroissement des fonctions de l'interhyal 88
Expansion latérale de la cavité bucco-pharyngienne 90
Abaissement de la mandibule 90

CONCLUSIONS GÉNÉRALES 91

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 95

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ

VÉRAN, M., 1988.12.23. LES ÉLÉMENTS ACCESSOIRES DE L'ARC HYOÏDIEN DES POISSONS TÉLÉOSTOMES (ACANTHODIENS ET OSTÉICHTHYENS) FOSSILES ET ACTUELS. Mém. Mus. natn. Hist. nat., (C), **54** : *1-113.* Paris. ISBN 2-85653-154-7.

Ce travail a pour premier but de rechercher si les éléments accessoires de l'arc hyoïdien — symplectique et interhyal — des Néoptérygiens sont ou non homologues de petits éléments observés dans la même région moyenne de cet arc chez les autres Gnathostomes fossiles et actuels.

Une étude anatomique détaillée, fondée essentiellement sur des poissons Ostéichthyens fossiles du Spitsberg, a permis de reprendre ce problème sur de nouvelles bases. Chez les « Chondrostéens » de l'Eotrias, elle a mis en évidence l'interhyal et a confirmé la présence du symplectique en relation avec l'arc mandibulaire ; mais ces éléments n'ont pas la même disposition que chez les Néoptérygiens. Chez un Rhipidistien Porolépiforme de l'Eodévonien *(Porolepis brevis)*, n'a été établie la présence que du symplectique ; une discussion sur les Ostéolépiformes permet de conclure que seul cet élément existe chez les Rhipidistiens.

Une étude comparative discute de la présence des éléments accessoires chez les autres Gnathostomes. Elle montre que, seuls, les Téléostomes en possèdent et que, seuls les Actinoptérygiens (« Chondrostéens » et Néoptérygiens) possèdent à la fois le symplectique et l'interhyal, les Acanthodiens, Dipneustes et larves de Tétrapodes ne présentant que le symplectique comme les Rhipidistiens.

Une analyse cladistique fondée sur de nombreux caractères plaide en faveur du rapprochement Acanthodiens-Ostéichthyens ; elle confirme que les Dipneustes sont bien le groupe-frère des Tétrapodes et elle permet de préciser la position phylétique de plusieurs groupes d'Actinoptérygiens : Ptycholépiformes, Parasemionotidae, Macrosemiidae, Semionotidae.

L'évolution morpho-fonctionnelle des éléments accessoires est retracée. Provenant de la fragmentation ventrale de l'épihyal, le symplectique est apparu chez les Téléostomes où son évolution reflète son rôle dans la suspension des mâchoires et dans les mécanismes de manducation et de respiration. Se constituant en grande partie par la fragmentation postérieure du cératohyal, l'interhyal est apparu chez les Actinoptérygiens où il était d'abord associé au symplectique avant de s'en séparer chez les Néoptérygiens, entraînant ainsi un accroissement de son rôle dans la manducation et la respiration. L'évolution de l'hyomandibulaire et celle du quadratojugal sont également retracées. La question du devenir du symplectique chez les Tétrapodes est envisagée : cet élément pourrait avoir donné l'enclume de l'oreille moyenne des Mammifères. Des termes sont proposés pour caractériser certains modes de suspension des mâchoires dans lesquels intervient le symplectique.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ABSTRACT

VÉRAN, M., 1988.12.23. LES ÉLÉMENTS ACCESSOIRES DE L'ARC HYOÏDIEN DES POISSONS TÉLÉOSTOMES (ACANTHODIENS ET OSTEICHTHYENS) FOSSILES ET ACTUELS. Mém. Mus. natn. Hist. nat., (C), **54** : *1-113*. Paris. ISBN 2-85653-154-7.

Accessory elements of the hyoid arch in fossil and living teleostome fishes (Acanthodians and Osteichthyans).

In living Neopterygians (" Holosteans " + Teleosteans) the accessory elements — symplectic and interhyal — of the hyoid arch have long been known, situated one behind the other at tbe distal extremity of the hyomandibular. The symplectic anteriorly connects the hyomandibular to the mandibular arch, wbile the interhyal posteriorly connects the hyomandibular to the neoceratohyal.

In the other living and fossil Gnathostome fishes, small elements of the same hyoid region have been interpreted in contradictory fashions, their homologies with the symplectic and the interhyal of the Neopterygians being uncertain.

A detailed anatomical study, based essentially on new specimens of fossil Osteichthyans from Spitsbergen (French expedition, CNRS, 1969), permits the problem to be reconsidered.

— In the " Chondrosteans " of the Eotriassic *(Boreosomus reuterskioldi, Acrorhabdus* sp., *"Pygopterus" degeeri, "Pteronisculus" gyrolepidoides)*, I discovered an interhyal and confirmed the presence of the symplectic. But, articulated end to end between the hyomandibular and the neoceratohyal, these elements do not have the same position as in Neopterygians.

The symplectic links the hyomandibular to the mandibular arcb. It generally presents : 1) a condyle lodged in a cavity of the distal extremity of the hyomandibular ; 2) a process articulated in a depression of the palatoquadrate ; 3) a large articular surface with the mandible. By this connection to the interhyal it also maintains the continuity of the hyoid arch.

The interbyal unites the symplectic and the neoceratohyal.

These observations are supplemented and confirmed by examination of *Cheirolepis canadensis* (Devonian of Canada), *Cocconiscus wildi* (Carboniferous of England), *Boreosomus piveteaui, Pteronisculus aldingeri* and *P. magna* (Eotriassic of Greenland), *Boreosomus gillioti* (Eotriassic of Madagascar), *Ptycholepis bollensis* (Liassic of France).

The symplectic and the interhyal are homologous in " Chondrosteans " and in Neopterygians, even though they do not occupy the same position. In fact, most of these connections have remained the same during the course of evolution. Moreover, embryologic studies have already sbowed their origin to be the same as in living Chondrosteans and in Teleosteans.

The symplectic and the hyomandibular result from the division of the epihyal ; I propose the name " neoceratohyal " for the element whicb, with the interhyal, results from the division of the ceratohyal.

— A Porolepiform from the Eodevonian of Spitsbergen has allowed me to ascertain the nature of the accessory element in Rhipidistians. In *Porolepis brevis*, a small element is clearly identifiable as a symplectic. It connects the hyomandibular on one hand to the palatoquadrate where it articulates in a slight depression, and on the other hand to the mandible. It is also articulated witb the ceratohyal.

A comparative study permits a discussion concerning the presence of accessory elements in otber Gnathostomes.

Neither the Placoderms or the Chondrichtbyans have them.

In Acanthodians the small bony piece at the distal extremity of the byomandibular is identifiable as a symplectic. The palatoquadrate posteriorly presents a depression comparable to that in which the symplectic articulates in " Chondrosteans " and Rhipidistians.

In Cladistians (= Brachiopterygians) a single accessory element is individualized : the interhyal.

In Actinistians it is classically stated that both accessory elements are present. However, one sbould envisage the condition wherein only the symplectic exists, connecting the mandible to the byomandibular which is made up of two elements.

In fossil Dipnoans a small element, rarely ossified,

Source : MNHN, Paris

must represent the symplectic. It is present in the larva of extant *Neoceratodus*.

In certain larva of Urodeles an element situated near the columella can be interpreted as the symplectic.

A cladistic analysis based principally on the accessory elements contributes or confirms many phyletic data :

— the Teleostomes form a natural group, in which the Acanthodians share a synapomorphy with the Osteichthyans : the presence of the symplectic ;

— the Osteichthyans are monophyletic, the presence of a symplectic-mandible connection justifying this hypothesis ;

— the Actinopterygians — to which should be attributed the Cladistians — form a monophyletic group defined by an apomorphy : the presence of the interhyal ;

— the " Chondrosteans " are paraphyletic ;

— the Cheirolepididae are the most primitive Actinopterygians ;

— the Cladistians are the sister group of the Actinopterygians ;

— the Ptycholepiformes (Boreosomidae + Ptycholepidae) are the sister group of the Neopterygians : the presence of a symplectic-hyomandibular contact situated in the anterior region of the distal extremity of the hyomandibular justifies this relationship ;

— the Neopterygians constitute a monophyletic group defined by the loss of the interhyal-symplectic connection, the interhyal articulating on the hyomandibular ;

— the Parasemionotidae are the sister group of the Halecostomes ;

— the Macrosemiidae, the Semionotidae and the Teleosteans constitute a monophyletic group : the loss of the symplectic-mandible connection justifies this relationship ;

— the Macrosemiidae diverged before the Semionotidae-Teleostean dichotomy. This hypothesis is dictated by the presence of a symplectic in the Macrosemiidae which is still stocky ;

— the Semionotidae and the Teleosteans form a monophyletic group defined by the lengthening of the symplectic ;

— the Teleosteans constitute a natural group characterized by a symplectic that is framed by the quadrate and the quadratojugal spine of the quadrate.

A morpho-functional analysis attempts to understand, at each of the principal evolutionary stages, the role of the accessory elements in jaw supension and in the mechanisms of respiration and manducation.

Terms are proposed to characterize certain types of suspension in which the symplectic is involved : 1) palatosymplecthyostylic (primitive states of Teleostomes and Osteichthyans) ; 2) symplecthyostylic (primitive state of Actinopterygians) ; 3) dermomethyostylic (Cladistians) ; 4) eusymplecthyostylic (Acipenseriformes). The term " methyostylic " is retained for the Teleosteans only.

At the primitive stage of the Osteichthyans, the symplectic played a role in the lateral expansion of the bucco-pharyngian cavity. With the opening of the jaws, antagonistic forces obliged it to move laterally.

At the chondrostean stage, the role the symplectic became more important. The lowering of the mandible resulted in a dorsal displacement of the symplectic, which increased, on one hand, the intensity of the forces participating in the lateral expansion of this cavity and, on the other hand, the intensity of the forces participating in the lateral expansion of this cavity. The appearance of the interhyal gave a greater mobility to the hyoidian bar. But the interhyal, being restrained by the mandible in its lateral pivoting movement, only slightly intervened in the lateral expansion. It could otherwise, easily pivot towards the rear, pulling the hyoidian bar with it, which lowered the mandible by the intermediary of the mandibulo-hyoidian ligament.

At the teleostean stage, the symplectic lost its function due to the straightening of the hyomandibular. Correlatively, the role of the interhyal was increased by its change of position which made it more mobile. It intervenes then more efficiently in the lateral expansion of the bucco-pharyngian cavity and in the lowering of the mandible.

Finally, in the Choanates the symplectic, together with the hyomandibular, lost its primitive functions. Just as the hyomandibular became integrated in the middle ear of mammals, it is possible that the symplectic could be at the origin of the incus.

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Chez les Néoptérygiens, deux éléments de l'arc hyoïdien — dits « accessoires » parce que surnuméraires par rapport au nombre d'éléments des arcs branchiaux — sont bien identifiés à l'extrémité distale de l'hyomandibulaire (fig. 2 B-C) où ils se disposent l'un derrière l'autre :

— le symplectique relie vers l'avant l'hyomandibulaire soit au palatocarré et à la mandibule, soit uniquement au palatocarré ; il participe ainsi à la suspension de l'arc mandibulaire ;

— l'interhyal relie vers l'arrière l'hyomandibulaire au cératohyal (= néocératohyal du présent travail) ; il assure ainsi la continuité de cet arc. Cet élément est également appelé « stylohyal » ; mais ce terme n'est pas retenu dans ce travail (cf. p. 18).

Chez les autres Téléostomes de petits éléments situés dans la même région hyoïdienne ont fait l'objet d'interprétations contradictoires, leurs homologies avec le symplectique et l'interhyal des Néoptérygiens étant incertaines. On connaissait mal chez les formes fossiles leurs nombres, leurs positions, leurs relations avec les pièces voisines. De plus, l'origine embryologique de ces éléments n'a pas toujours été clairement établie chez les formes actuelles. La confusion était d'autant plus grande que l'un de ces éléments a été parfois confondu avec une autre pièce — baptisée « hamulocarré » par BJERRING (1977) — qui, chez certains Chondrichthyens actuels, est située dans la même région et se constitue à partir de matériel appartenant à l'arc mandibulaire. On comprend donc que les éléments accessoires aient fait l'objet d'interprétations contradictoires :

— lorsqu'un seul élément était connu — chez les Acanthodiens, les « Chondrostéens » fossiles, les Cladistiens (= Brachioptérygiens), les Rhipidistiens et les Dipneustes —, on a vu soit l'un ou l'autre des éléments accessoires, soit un hamulocarré, soit parfois un épihyal ;

— lorsque deux éléments étaient connus - chez les Chondrostéens actuels (fig. 2 A) -, on a vu dans l'un soit un symplectique, soit un interhyal, dans l'autre soit un interhyal, soit un cératohyal postérieur (tabl. 3, p. 27).

Étant donné cette confusion, il semblait difficile de reconstituer l'état primitif de cette région dans les divers groupes. Cependant la majorité des auteurs ont admis que, chez les Ostéichthyens, l'interhyal était primitivement présent entre l'hyomandibulaire et le cératohyal. Un symplectique caractérisé par son articulation avec le palatocarré serait, selon PATTERSON (1973), une acquisition des Néoptérygiens ; l'apparition de l'articulation symplectique-mandibule serait alors une spécialisation des Halécomorphes. Par contre, FOREY (1981) et GARDINER (1984) considèrent que l'articulation du symplectique avec la mandibule serait une apomorphie des Actinistiens.

La plupart de ces controverses vont trouver une solution par l'étude anatomique de plusieurs « Chondrostéens » éotriasiques (1re partie : p. 25-38) et d'un Porolépiforme éodévonien (2e partie : p. 39-45). Sur ces fossiles, je préciserai le nombre, les rapports, donc la nature des éléments accessoires. A partir de ces nouvelles données anatomiques, je tenterai d'interpréter cette même région hyoïdienne chez les autres Gnathostomes (3e partie : p. 47-56). L'application de l'analyse cladistique aux caractères anatomiques se rapportant principalement au symplectique et à l'interhyal me permettra, dans la 4e partie (p. 57-76), soit de corroborer, soit de démentir certains points des hypothèses phylétiques proposées ces dernières années. Enfin, la 5e partie (p. 77-90) tentera de retracer l'évolution morpho-fonctionnelle des éléments accessoires qui sont impliqués dans la suspension des mâchoires et dans les mécanismes de manducation et de respiration.

Source : MNHN, Paris

REMARQUES SUR LA TERMINOLOGIE

Un des éléments accessoires est nommé différemment selon les auteurs :

Stylohyal. — Créé par GEOFFROY-SAINT-HILAIRE (1818) pour un élément de l'arc hyoïdien des Téléostéens, des Oiseaux et des Mammifères, ce terme a été employé en ichthyologie par SEWERTZOFF (1928), HOLMGREN (1940, 1943), DAGET (1950, 1964), JARVIK (1954, 1972, 1980 a, b), BERTMAR (1959), FOX (1965), LEHMAN (1952, 1966), BJERRING (1977) et VOROB'EVA (1977).

Interhyal.— En 1926, NORMAN, considérant qu'il n'y a pas homologie entre le stylohyal des Poissons et celui des Tétrapodes, a créé pour les Poissons le mot « interhyal ». Ce terme a été utilisé par WOSKOBOINIKOFF (1932), DE BEER (1937), BERTIN (1958), SCHAEFFER & ROSEN (1961), PATTERSON (1964, 1973), DEVILLERS (1958), MILES (1965, 1973), SCHMALHAUSEN (1968), GARDINER (1973) et KASANTSEVA (1974)...

Pour les mêmes raisons que NORMAN, j'utilise « interhyal » ; on verra en effet que les ancêtres présumés des Tétrapodes possédaient non un stylohyal mais un symplectique. En conséquence, le stylohyal des Oiseaux et des Mammifères ne peut être l'homologue de l'élément qui porte le même nom chez les Poissons.

L'appellation des autres pièces de l'arc hyoïdien demande également á être précisée (fig. 1).

— Il est admis depuis longtemps (cf. p. 25, 37 ; PEHRSON, 1922 ; SEWERTZOFF, 1928 ; HOLMGREN & STENSIÖ, 1936) que, au cours de l'évolution, l'épihyal s'est scindé en deux éléments : l'hyomandibulaire et le symplectique. Comme nous le verrons, seuls les Téléostomes possèdent un symplectique ; l'hyomandibulaire n'existe donc que dans ce groupe. Chez les autres Gnathostomes — Placodermes et Chondrichthyens —, on est en présence d'un épihyal.

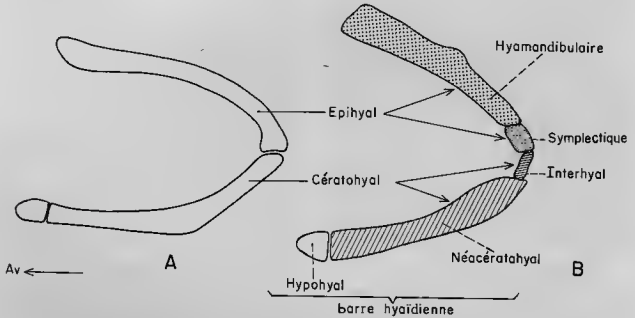


FIG. 1. — Schémas illustrant les termes utilisés dans ce travail pour les éléments de l'arc hyoïdien. A) État primitif des Gnathostomes ; B) Actinoptérygiens primitifs.

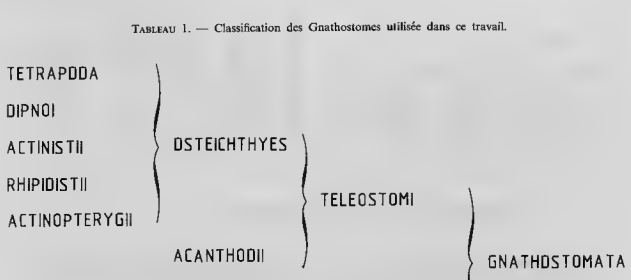
Source : MNHN, Paris

— Chez les Actinoptérygiens, le cératohyal s'est également divisé pour donner une partie de l'interhyal (cf. p. 37) et un élément plus important que, pour le distinguer du cératohyal primitif, je propose de nommer « néocératohyal ». Chez les Actinoptérygiens évolués, cet élément se scinde en un néocératohyal antérieur et un néocératohyal postérieur.

— Le terme « barre hyoïdienne », d'emploi courant en biomécanique, s'applique à la partie inférieure de l'arc hyoïdien constituée d'un hypohyal et, selon les groupes, soit d'un ou deux cératohyaux, soit d'un ou deux néocératohyaux.

— Pour désigner commodément la partie supérieure de l'arc hyoïdien qui participe á la suspension de l'arc mandibulaire, j'utilise — dans l'acception de LEHMAN (1966) — le terme «suspensorium». Celui-ci est constitué soit par l'épihyal, soit par l'hyomandibulaire et le symplectique. Il faut cependant noter que les spécialistes des Téléostéens emploient le terme «suspensorium» pour désigner l'ensemble formé par le palatocarré, ses os dermiques, le symplectique et l'hyomandibulaire, ces éléments constituant chez ces poissons une même unité mécanique.

TABLEAU 1. — Classification des Gnathostomes utilisée dans ce travail.



REMARQUES SUR LA SYSTÉMATIQUE (tabl. 1-2)

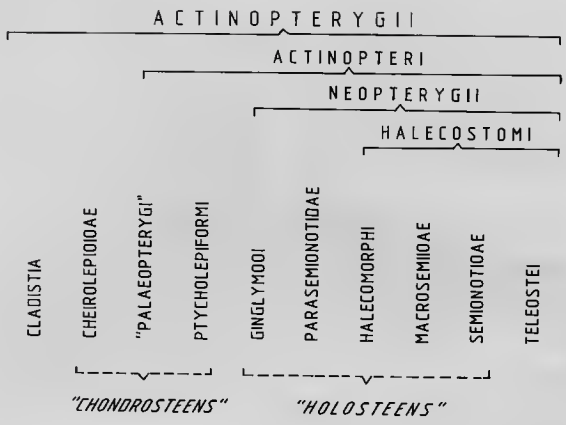
La classification que j'adopte reflète en partie les conclusions auxquelles conduit l'analyse cladistique des caractères relatifs au symplectique et à l'interhyal (fig. 21, 32).

Le terme « Téléostome » désigne ici l'ensemble Acanthodiens + Ostéichthyens. C'est dans ce sens qu'il est employé par MILES (1965), MOY-THOMAS & MILES (1971), GARDINER (1973), SCHAEFFER (1975), SCHAEFFER & WILLIAMS (1977). On doit cependant noter qu'il est utilisé par d'autres auteurs soit comme synonyme d'Ostéichthyens (GROSS 1962, 1969 ; NELSON 1969), soit pour grouper Actinoptérygiens, Rhipidistiens et Actinistiens (BRIDGE, 1904 ; GOODRICH, 1930, 1958), soit pour désigner l'ensemble Actinoptérygiens + Rhipidistiens + Tétrapodes (JARVIK, 1980 a, b).

Les Actinoptérygiens primitifs — dont étaient exclus jusqu'à ces dernières années les Cladistiens (= Brachioptérygiens) — ont été généralement regroupés dans l'infra-classe des Chondrostéens. Cet ensemble ne correspondant pas à un groupement naturel (SCHAEFFER, 1973 ; PATTERSON,

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 2. — Classification des principaux groupes d'Actinoptérygiens dont il est question dans ce travail.



1982 ; présent travail), le terme « Chondrostéen » ne devrait plus être employé. Cependant, les Cladistiens étant considérés ici comme des Actinoptérygiens primitifs très spécialisés, il demeure utile lorsqu'on veut évoquer les Actinoptérygiens primitifs en excluant les Cladistiens.

En attendant que soient mieux connues les relations phylétiques entre les différents groupes de « Chondrostéens », j'utilise le terme « Paléoptérygien », légèrement détourné du sens que lui avait donné REGAN (1923 : 458), pour désigner la majorité des « Chondrostéens », mis à part les Cheirolepididae et les Ptycholépiformes. Ce terme est employé entre guillemets, comme je le fais pour les « Chondrostéens », car il ne correspond sans doute pas à un groupement naturel.

L'ordre des Ptycholépiformes a été créé par ANDREWS *et al.* (1967) pour la famille des Ptycholepidae. Les Boreosomidae étant très proches des Ptycholepidae (ALDINGER, 1937 ; BROUGH, 1939 ; WENZ, 1937 ; présent travail), j'utilise le terme « Ptycholépiforme » pour regrouper ces deux familles.

Le terme « Actinoptérien » de COPE (1871) a été repris par ROSEN *et al.* (1981) pour représenter l'ensemble « Chondrostéens » + Néoptérygiens, celui d'Actinoptérygien étant alors réservé à l'ensemble Cladistiens + Actinoptériens. Dans cet article, « Actinoptérien » est utilisé, comme l'ont fait PATTERSON (1982), LAUDER & LIEM (1983), dans un sens plus restreint ; il désigne les Actinoptérygiens, à l'exclusion des Cheirolepididae et des Cladistiens.

Pour les Néoptérygiens, la classification phylétique proposée par PATTERSON (1973) et en partie testée par WILEY (1976) est suivie dans ses grandes lignes. Cependant, je n'inclus pas, comme l'ont fait ces auteurs, les Parasemionotidae dans les Halécomorphes (cf. p. 67).

Source : MNHN, Paris

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

La plupart des spécimens étudiés ont été récoltés au Spitsberg par la mission CNRS de 1969 dirigée par LEHMAN ; les autres proviennent essentiellement du Groenland et de Madagascar.

Le matériel appartient à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN), au Paleontologiska Museet de l'Université d'Uppsala (PMUU), au Mineralogisk Museum de Copenhague (MMK), au Naturhistoriska Riksmuseet de Stockholm (NRS) et au Manchester Museum (MM).

Les spécimens on été dégagés manuellement sous la loupe binoculaire, à la fraise, au petit marteau-piqueur et à l'aiguille montée.

Acrorhabdus bertili Eotrias du Spitsberg, PMUU : P 174

Acrorhabdus sp. Eotrias du Spitsberg, MNHN : SVT 6a

Boreosomus gillioti Eotrias de Madagascar, MNHN : MAE 68a

Boreosomus reuterskioldi Eotrias du Spitsberg, MNHN : SVT 13b, 14b, 15b ; PMUU : P. 1007b, P ? (non catalogué)

Cheirolepis canadensis Dévonien moyen du Canada, baie de Scaumenac, NRS : P 2991a

Cocconiscus wildi Westphalien supérieur d'Angleterre, MM : holotype n° 12451

Porolepis brevis Eodévonien du Spitsberg, MNHN : SVD 246

Pteronisculus aldingeri Eotrias du Groenland, MMK : VP 826

« Pteronisculus » gyrolepidoides Eotrias du Spitsberg, MNHN : SVT 38

Pteronisculus magna Eotrias du Spitsberg, MMK : VP 787A

Perleidus woodwardi Eotrias du Spitsberg, MNHN : SVT 40

Ptycholepis bollensis Lias de Sainte-Colombe (France), MNHN : STC 26, 28, 41

« Pygopterus » degeeri Eotrias du Spitsberg, MNHN : SVT 30b

LISTE DES CARACTÈRES

1 — Présence du symplectique.
2 — Faible allongement du symplectique.
3 — Symplectique aplati mésio-latéralement.
4 — Liaison symplectique-hyomandibulaire occupant la totalité de l'extrémité distale de l'hyomandibulaire.
5 — Symplectique articulé dans une fossette peu profonde de l'hyomandibulaire.
6 — Présence d'une liaison symplectique-palatocarré ou symplectique-carré si celui-ci est individualisé.
7 — Bord antérieur du symplectique presque rectiligne s'articulant dans une dépression peu profonde du palatocarré.
8 — Présence d'une liaison symplectique-cératohyal.
9 — Présence d'une liaison symplectique-mandibule au niveau du cartilage ou de l'os de Meckel.
10 — Symplectique articulé sur l'extrémité postéro-dorsale du cartilage ou de l'os de Meckel au moyen d'une surface articulaire peu développée.
11 — Présence d'un processus postéro-dorsal du cératohyal articulé avec le symplectique.
12 — Présence d'une liaison symplectique-sousopercule.
13 — Hyomandibulaire redressé.
14 — Perte de la liaison symplectique-carré.
15 — Symplectique aussi long que le carré.
16 — Hyomandibulaire divisé en deux éléments.
17 — Cératohyal articulé sur l'extrémité distale de l'hyomandibulaire.
18 — Hyomandibulaire incliné de l'arrière et le haut vers l'avant et le bas.
19 — Perte de la liaison symplectique-mandibule.
20 — Présence d'une protubérance postérieure du carré en rapport avec le symplectique.
21 — Présence de l'interhyal.
22 — Interhyal situé entre le symplectique (ou l'hyosymplectique chez les Cladistiens) et le néocératohyal.
23 — Forme en baguette très aplatie mésio-latéralement de l'interhyal.
24 — Présence sur le symplectique d'un processus antérieur s'articulant dans un sillon vertical qui sépare l'arrière des deux condyles quadrato-mandibulaires du palatocarré.
25 — Épaississement de l'interhyal qui est devenu cylindrique.
26 — Perte du symplectique en tant qu'élément indépendant.

Source : MNHN, Paris

27 — Épaississement du symplectique qui est devenu cylindrique ou globuleux.
28 — Présence sur le symplectique d'un condyle dorsal s'articulant dans une profonde cavité de l'extrémité distale de l'hyomandibulaire.
29 — Surface articulaire symplectique-mandibule s'étendant non seulement sur l'extrémité postéro-dorsale de l'os de Meckel, mais également sur sa face mésiale.
30 — Symplectique allongé antéro-postérieurement.
31 — Symplectique occupant le bord antérieur de la région ventrale de l'hyomandibulaire.
32 — Liaison symplectique-hyomandibulaire occupant la région antérieure de l'extrémité distale de l'hyomandibulaire qui s'est élargie.
33 — Coalescence des condyles mandibulaires du palatocarré.
34 — Grand développement du processus operculaire de l'hyomandibulaire.
35 — Forme en sablier du symplectique.
35′ — Le processus antérieur du symplectique s'articule dans une profonde fossette de la face postéro-mésiale du palatocarré.
36 — Perte de la liaison interhyal-symplectique : l'interhyal s'articule sur la région postérieure de l'extrémité distale de l'hyomandibulaire.
37 — Symplectique uni à l'hyomandibulaire par un joint de tissu sans doute fibreux.
38 — Perte du processus antérieur du symplectique dont le bord antérieur se loge dans une gouttière de la face postéro-mésiale du carré.
39 — Grand allongement du symplectique qui prend une forme en L.
40 — Perte de la liaison directe symplectique-carré, ces éléments étant alors reliés par l'intermédiaire du quadratojugal qui s'est allongé.
41 — Interopercule.
42 — Maxillaire mobile.
43 — Supramaxillaire.
44 — Un seul extrascapulaire de chaque côté du toit crânien.
45 — Perte de la liaison symplectique-sousopercule.
46 — Myodome postérieur développé.
47 — Fosse post-temporale étendue.
48 — Excroissance membraneuse de l'intercalaire.
49 — Processus unciné sur les épibranchiaux.
50 — Forme en épine du quadratojugal qui s'applique sur la face postéro-ventrale du carré.
51 — Perte du supramaxillaire.
52 — Allongement dorso-ventral du symplectique en une baguette dépassant fréquemment le carré et le quadratojugal.
53 — Vomer médian.
54 — Symplectique en baguette effilée vers le bas qui s'encastre dans une profonde gouttière entre le carré et l'épine quadratojugale du carré.
55 — Fusion du quadratojugal et du carré.
56 — Réduction du quadratojugal.
57 — Perte du quadratojugal.

ABRÉVIATIONS

Ang	: angulaire
ap.Dmpt	: apophyse du dermométaptérygoïde
ap.Mpt	: apophyse du métaptérygoïde
ap.Qu	: apophyse du carré
Art	: région articulaire de l'os de Meckel
art.ep	: articulation ethmopalatine
art.Hy.Ihy	: surface articulaire de l'hyomandibulaire pour l'interhyal
art.Hy.Sy	: surface articulaire de l'hyomandibulaire pour le symplectique
art.Ihy.Nchy	: surface articulaire de l'interhyal pour le néocératohyal
art.Mk.Qu	: surface articulaire de l'os de Meckel pour le carré
art.Mk.Sy	: surface articulaire de l'os de Meckel pour le symplectique
art.Nchy.Ihy	: surface articulaire du néocératohyal pour l'interhyal
art.ot	: articulation otique
art.ph	: articulation palatobasale
art.Sy.Hy	: surface articulaire du symplectique pour l'hyomandibulaire
art.Sy.Ihy	: surface articulaire du symplectique pour l'interhyal
art.Sy.Mk	: surface articulaire du symplectique pour l'os de Meckel
art.Sy.Pq	: surface articulaire du symplectique pour le palatocarré
art.Sy.Sop	: surface articulaire du symplectique pour le sousopercule
Bhy	: basihyal
h.hy	: barre hyoïdienne
ca.bph	: cavité bucco-pharyngienne
ca.Hy.Sy	: cavité de l'hyomandibulaire pour l'articulation du symplectique
car	: caractère
cd.ex.Qu.Mk	: condyle externe du carré pour l'articulation de l'os de Meckel
cd.in.Qu.Mk	: condyle interne du carré pour l'articulation de l'os de Meckel

Source : MNHN, Paris

cd.Qu.Mk : condyle du carré pour l'articulation de l'os de Meckel
cd.Sy.Hy : condyle du symplectique pour l'articulation de l'hyomandibulaire
Chy : cératohyal
Chy.a : cératohyal antérieur
Chy.p : cératohyal postérieur
c.pec : ceinture pectorale
cr.Sy.Sop : crête du symplectique venant au contact du sousopercule
Dmpt : dermométaptérygoïde
dp.Mk.Sy : dépression de l'os de Meckel où s'articule le symplectique
end : endocrâne
Epb.1 : épibranchiale 1
Epb : épihyal
ep.Qj : épine quadratojugale du carré
fe.ov : fenêtre ovale
ft.ex.Mk.Qu : fossette externe de l'os de Meckel pour l'articulation du condyle externe du carré
ft.Hy.Sy : fossette de l'hyomandibulaire pour l'articulation du symplectique
ft.in.Mk.Qu : fossette interne de l'os de Meckel pour l'articulation du condyle interne du carré
ft.Mk.Qu : fossette de l'os de Meckel pour l'articulation du carré
ft.Nchy.Ihy : fossette du néocératohyal où s'articule l'interhyal
ft.Pq.Sy : fossette du palatocarré où s'articule le symplectique
ft.Sy.Chy : fossette du symplectique où s'articule le cératohyal
ft.Sy.Ihy : fossette du symplectique où s'articule l'interhyal
g.hop + VIIhmd : gouttière pour l'artère hyoopercuIaire et le tronc hyomandibulaire du nerf facial
g.md.af : gouttière pour l'artère mandibulaire afférente
g.Pq.Hy : gouttière du palatocarré dans laquelle se loge l'hyomandibulaire
g.Pq.Sy : gouttière du palatocarré dans laquelle s'articule le symplectique
g.Sy : gouttière dans laquelle s'encastre le symplectique
Gu : gulaire
Hy : hyomandibulaire
Hy + Pq + Sy : unité mécanique constituée par l'hyomandibulaire, le palatocarré et le symplectique
Hyh : hypohyal
Hysy : hyosymplectique
Ihy : interbyal
jt.fb : joint de tissu fibreux
Lab : os labial
lg.bsp : ligament hyosuspenseur
lg.mb : ligament mandibulo-hyoïdien
lg.ph : ligament palato-hyoïdien
lm : lame du symplectique pour l'articulation de l'hyomandibulaire
lm.Mpt.Hy : lame du métaptérygoïde sur laquelle se fixe l'hyomandibulaire
m.ad : muscle adducteur de la mandibule
md : mandibule
m.dhy : muscle dilatateur de l'hyomandibulaire
m.dl : muscles dorso-latéraux
m.ghy : muscle géniohyoïdien
Mk : os ou cartilage de Meckel
m.lap : muscle élévateur de l'arc palatin
Mpt : métaptérygoïde
m.shy : muscle sternohyoïdien
m.vl. : muscles ventro-latéraux
Mx : maxillaire
Nchy : néocératohyal
Nchy.a : néocératohyal antérieur
Nchy.p : néocératohyal postérieur
o.md.af : orifice pour l'artère mandibulaire afférente
Op : opercule
pb.Qu : protubérance postérieure du carré
Pop : préopercule
Pq : palatocarré
pr.Chy : processus postéro-dorsal du cératohyal
pr.hy : processus byoïdien du palatocarré
pr.Hy.Mpt : processus de l'hyomandibulaire sur lequel se fixe le métaptérygoïde
pr.Mk.Sy : processus postéro-latéral de l'os de Meckel pour l'articulation du symplectique
pr.Mpt.Hy : processus du métaptérygoïde sur lequel se fixe l'hyomandibulaire
pr.Op : processus operculaire
pr.ret : processus rétroarticulaire
pr.Sop. : processus pour l'articulation du sousopercule
pr.Sy.Mk : processus du symplectique pour l'articulation de l'os de Meckel
pr.Sy.Pq : processus du symplectique pour l'articulation du palatocarré
Qj : quadratojugal
Qu : carré
Sang : susangulaire
s.by + VIIby : sillon pour l'artère hyoïdienne et la branche hyoïdienne du nerf facial
s.md.af : sillon pour l'artère mandibulaire afférente

Source : MNHN, Paris

s.md + VIImd : sillon pour l'artère mandibulaire et la branche mandibulaire du nerf facial
So : supraorbital
Sop : sousopercule
s.p.Chy : sillon postérieur du cératohyal
s.Pq : sillon du palatocarré
s.Pq.Sy : sillon du palatocarré où s'articule le symplectique
Sy : symplectique
Sy.dr : symplectique droit
Sy.ga : symplectique gauche
tb.Sy.Sop : tubérosité du symplectique venant au contact du sousopercule

Source : MNHN, Paris

LE SYMPLECTIQUE ET L'INTERHYAL CHEZ LES ACTINOPTÉRYGIENS

HISTORIQUE

Néoptérygiens

Chez les Néoptérygiens, les éléments accessoires sont connus depuis Geoffroy-Saint-Hilaire (1818). Ils sont disposés l'un derrière l'autre à l'extrémité distale de l'hyomandibulaire (fig. 2 B-C) :

1) Le symplectique unit vers l'avant l'hyomandibulaire à l'arc mandibulaire selon des modalités qui varient dans les différents groupes :

— chez les Parasemionotidae éotriasiques (fig. 2 B ; Stensiö, 1932 ; Patterson, 1973 ; Olsen, 1984) et chez d'autres « Holostéens », notamment *Amia* (cf. Allis, 1897 : pl. 20 ; Patterson, 1973 : fig. 6 B), *Furo* et *Caturus* (fig. 26-27 ; Patterson 1973), il se loge dans une gouttière de la face postéro-ventrale du palatocarré, au niveau du carré si celui-ci est individualisé. Il s'articule sur l'os de Meckel au niveau de l'articulaire (chez *Amia*, il est en contact avec l'articulaire supérieur) ;

— chez les Ginglymodi (fig. 24 ; Patterson, 1973 ; Wiley, 1976), il est très éloigné du carré auquel il n'est relié que par l'intermédiaire du quadratojugal ;

— chez les Téléostéens (fig. 2 C, 31 C), il est relié au carré et à l'épine quadratojugale du carré entre lesquels il s'encastre mésialement dans une gouttière.

2) L'interhyal relie l'arrière de l'extrémité distale de l'hyomandibulaire au néocératohyal.

L'origine embryologique du symplectique a été étudiée chez *Lepisosteus* (cf. Hammarberg, 1937), *Amia* (cf. Pehrson, 1922 : 22) et *Hepsetus* (cf. Bertmar, 1959 : 332). Cet élément commence son développement dans le cartilage de l'épihyal en même temps que l'hyomandibulaire sur lequel il forme d'abord un processus antéro-ventral avant de s'en séparer.

L'origine embryologique de l'interhyal de *Lepisosteus*, d'*Amia* et de *Salmo* résulte, d'après Holmgren (1943 ; 106), d'une part de la fusion d'un important composant mésial dont le matériel provient de l'arc hyoïdien, d'autre part d'un petit composant représenté par un rayon branchial de l'épihyal. Bertmar (1959 ; 333) a confirmé cette observation chez *Hepsetus* sans toutefois trouver l'origine exacte du composant mésial : il n'a pu discerner si celui-ci provenait de l'épihyal ou du cératoyal (cf. p. 37).

Chondrostéens actuels

Chez *Acipenser* et *Polyodon* (fig. 2 A, 23 B), deux éléments cartilagineux, articulés l'un sur l'autre, s'observent entre l'hyomandibulaire et le néocératohyal. Comme ces éléments ne sont pas disposés de la même manière que chez les Néoptérygiens (fig. 2 B-C), leur homologie avec le symplectique et l'interhyal de ces poissons n'a pas été clairement démontrée. Aussi, différentes interprétations en ont été données (tabl. 3) :

— pour Traquair (1877), Van Wijhe (1882), Sewertzoff (1928), Tatarko (1936, 1937) et Bertin (1958), l'élément dorsal est un symplectique ; il relie l'extrémité antéro-distale de l'hyomandibulaire au palatocarré et au cartilage de Meckel. L'élément ventral est un interhyal ;

— pour Gardiner (1973 : 123 ; 1984) et Patterson (1973 : 248), l'élément nommé « sym-

Source : MNHN, Paris

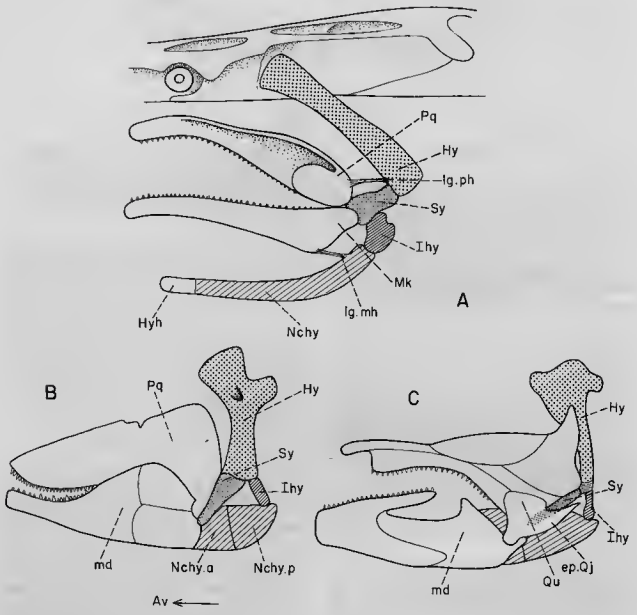
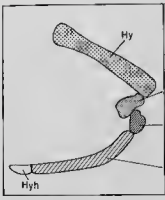


FIG. 2. — Actinoptérygiens
L'arc hyoïdien et ses rapports avec l'arc mandibulaire en vue latérale.
A) *Polyodon* (reconstitution d'après TRAQUAIR, 1877, fig. 1 ; TATARKO, 1937, fig. 6) ; B) Parasemionotidae (reconstitution d'après STENSIÖ, 1932, fig. 81 ; PATTERSON, 1973, fig. 23) ; C) *Scomber* (modifié d'après ALLIS, 1903, fig. 4, 36).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 3. — Chondrostéens actuels
Interprétation des éléments accessoires de l'arc hyoïdien par différents auteurs.



TRAQUAIR (1877) VAN WIJHE (1882) SEWERTZOFF (1928) TATARKO (1936, 1937) BERTIN (1958)	GARDINER (1973, 84) PATTERSON (1973)	JOLLIE (1980)	PATTERSON (1982)	PRESENT TRAVAIL
Symplectique	Interhyal	Symplectique	Interhyal	Symplectique
Interhyal		Cératohyal post	Cératohyal post.	Interhyal
Cératohyal		Cératohyal ant.	Cératohyal ant	Néocératohyal

plectique » par les précédents auteurs est en réalité un interhyal ; il serait seulement juxtaposé à l'arc mandibulaire sans participer à la suspension des mâchoires. De ce fait l'élément qui lui fait suite vers le bas est, d'après PATTERSON (1982 : fig. 1), un cératohyal postérieur ;

— pour JOLLIE (1980 : fig. 6), l'élément situé au-dessous de l'hyomandibulaire est bien un symplectique comme l'ont interprété les premiers auteurs ; mais l'interhyal serait plutôt l'homologue du cératohyal postérieur.

« CHONDROSTÉENS » FOSSILES

Un élément accessoire — interprété généralement comme un symplectique — a été observé à l'extrémité distale de l'hyomandibulaire par plusieurs auteurs :

— BROOM (1909 : 260) a signalé, le premier, un symplectique chez un « Chondrostéen » triasique du Karoo ;

— STENSIÖ (1921 : 226) a vu un symplectique chez *Acrorhabdus bertili* de l'Eotrias du Spitsberg et il a admis la présence possible d'un interhyal ;

— ALDINGER (1937 : 149) a jugé que le symplectique de *« Pygopterus » degeeri* de l'Eotrias du Spitsberg s'articule par un processus sur un processus postérieur du palatocarré ;

— NIELSEN (1942 : 175), chez *Pteronisculus aldingeri* de l'Eotrias du Groenland, a observé que le symplectique s'articule avec l'os de Meckel et a confirmé qu'il s'articule avec le palatocarré, sur lequel il se loge entre les deux condyles quadratomandibulaires ;

— LEHMAN (1952 : 64), dans son étude sur les poissons de l'Eotrias de Madagascar, a signalé l'existense de l'articulation symplectique-mandibule chez un *Pteronisculus*.

Un interhyal n'ayant jamais été mis en évidence avec certitude chez les « Chondrostéens » fossiles, certains auteurs comme LEHMAN (1966), SCHAEFFER (1968) et KASANTSEVA (1974) pensent que cet élément ne se rencontre que chez les Néoptérygiens. En revanche, GARDINER (1973, 1984), PATTERSON (1973), JARVIK (1980) et ROSEN *et al* (1981) interprètent plutôt comme un interhyal l'unique élément accessoire observé jusqu'ici. Pour PATTERSON, la présence du symplectique en relation avec le carré serait une spécialisation néoptérygienne, la liaison symplectique-mandibule n'apparaitrait que chez les Halécomorphes.

Source : MNHN, Paris

ÉTUDE ANATOMIQUE DES « CHONDROSTÉENS » FOSSILES

Je commencerai cette étude non par les familles les plus primitives mais par celles où j'ai le mieux observé les éléments accessoires et leurs relations avec les pièces voisines.

Boreosomidae

Chez *Boreosomus reuterskioldi* Stensiö de l'Eotrias du Spitsberg (fig. 3,4 ; pl. I, II A-C), j'ai pu mettre en évidence, sur tous les spécimens où l'arc hyoïdien est observable, un symplectique et un interhyal en général très ossifiés ; sur un exemplaire (fig. 3 A ; pl. I A) ils sont en connexion l'un avec l'autre entre hyomandibulaire et néocératohyal (Véran, 1981).

Symplectique. — Il est approximativement globuleux ; sa face latérale étant creusée d'une large et profonde gouttière (g.md.af) orientée postéro-antérieurement (dont l'interprétation est discutée ci-après), il a quelque ressemblance avec un sablier.

Dorsalement, une tête articulaire (cd.Sy.Hy) s'emboîte dans une cavité hémisphérique (ca. Hy.Sy) occupant environ les 2/3 antérieurs de l'extrémité distale de l'hyomandibulaire. L'aspect grumeleux de cette cavité permet de penser que, sur le vivant, elle était recouverte de cartilage articulaire. Le condyle dorsal est plus ou moins développé selon les individus tandis que la cavité articulaire de l'hyomandibulaire est d'importance constante. On peut en conclure que, sur le vivant, le condyle devait être complété par une plus ou moins grande masse de cartilage dont le volume dépend sans doute de l'âge de l'individu.

Antérieurement, un processus arrondi (pr.Sy.Pq) s'articule sur la face postéro-mésiale du palato-

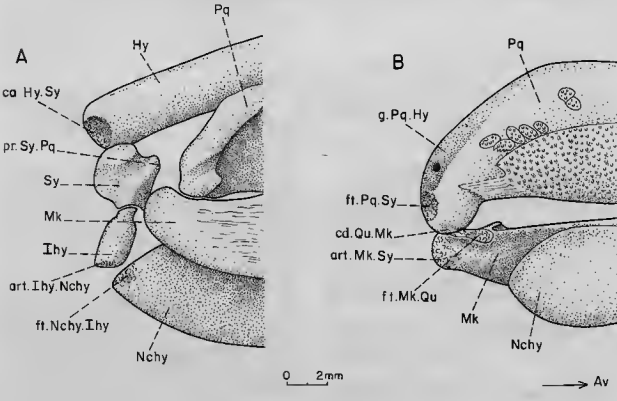


Fig. 3. — *Boreosomus reuterskioldi*

A) Région postérieure des arcs mandibulaire et hyoïdien en vue latérale (dessin d'après nature du spécimen P 1007 b ; pl. I A) ; B) Région postérieure de l'arc mandibulaire en vue mésiale (SVT 13 b ; pl. II C).

Source : MNHN, Paris

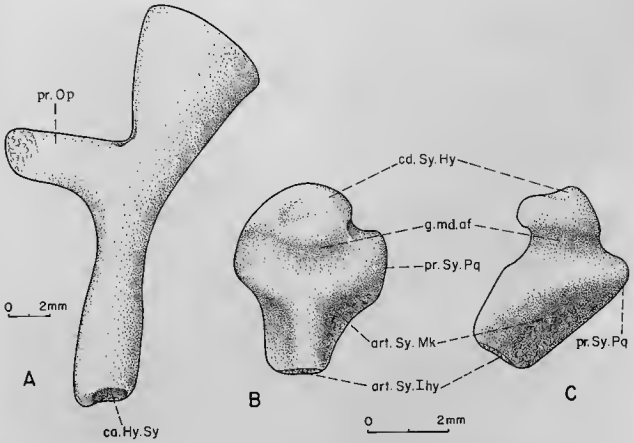


FIG. 4. — *Boreosomus reuterskioldi* (d'après un échantillon du Musée d'Uppsala P. ?; pl. II A-B).
A) Hyomandibulaire droit en vue latérale ; B) Symplectique droit en vue postéro-latérale ; C) Symplectique droit en vue antéro-latérale.

carré (fig. 3 B) dans une profonde fossette (ft.Pq. Sy) située vers le bas de la gouttière (g.Pq.Hy) où se loge l'hyomandibulaire, et en arrière du condyle quadrato-mandibulaire (fig. 10 B ; pl. II C).

Antéro-ventro-latéralement, une surface articulaire étendue (art.Sy.Mk), légèrement concave, s'emboîte sur l'extrémité postéro-dorso-mésiale de l'os de Meckel (art.Mk.Sy ; fig. 3 B ; pl. II C).

Ventralement, s'observe la zone articulaire (art.Sy.Ihy) destinée à l'interhyal (fig. 4 B-C). Le symplectique est plus ou moins développé vers le bas selon les spécimens. Cette variation semble être, comme dans le cas du condyle dorsal, en relation avec le degré d'ossification du symplectique qui doit dépendre de l'âge de l'individu.

La gouttière (g.md.af) qui traverse antéro-postérieurement la face latérale du symplectique est comparable à celle qui, chez *Polyodon* (cf. ALLIS, 1911 : 260 ; DANFORTH, 1912 : 425, fig. 16), loge l'artère irriguant la pseudobranchie. Pour ALLIS et DANFORTH, il s'agit de l'artère afférente de l'arc mandibulaire (nommée par d'autres auteurs « artère pseudobranchiale afférente »). L'étude de BERTMAR (1962 : 262) sur le Télèostèen *Hepsetus* a confirmé qu'il s'agit bien de l'artère mandibulaire afférente, car, chez l'embryon, elle est connectée à l'aorte ventrale. Chez *Polyodon*, cette artère parcourt également la face latérale du néocératohyal avant de cheminer sur le symplectique ; on peut donc penser que le sillon longitudinal présent sur le néocératohyal de *Boreosomus reuterskioldi* (obs. pers.), *Pygopterus nielseni* (ALDINGER 1937 : 149), *Pteronisculus aldingeri* (NIELSEN 1942 : 176) et *Kansasiella eatoni* (POPLIN 1974 : 134) livrait lui aussi passage à l'artère mandibulaire afférente. On rejoint ainsi l'interprétation de MILES (1977 : 281) qui est en contradiction avec celles d'ALDINGER,

Source : MNHN, Paris

Nielsen et Poplin pour lesquels c'est l'artère afférente de l'arc hyoïdien qui empruntait le sillon du néocératohyal.

Interhyal. — Il a la forme d'un petit cylindre allongé, légérement aplati mésio-latéralement et modérément rétréci á son extrémité dorsale. Il s'articule dorsalement sur le symplectique et ventralement dans une fossette (ft.Nchy.Ihy) de l'extrémité postéro-dorsale du néocératohyal (fig. 3 A ; pl. II B).

Chez *Boreosomus gillioti* Priem de l'Eotrias de Madagascar, sur le spécimen MAE 68 a (pl. II D) figuré par Piveteau (1939-40 : fig. 3) sous le nom de *Watsonia*, je pense avoir identifié les empreintes du symplectique et de l'interhyal entre l'hyomandibulaire et le néocératohyal.

Chez *Boreosomus piveteaui* Nielsen de l'Eotrias du Groenland, Nielsen (1942 : 346) n'avait mis en évidence qu'un symplectique mal ossifié sur les nombreux spécimens dont il disposait. L'étude des mêmes fossiles montre en effet un symplectique sans condyle dorsal et très peu développé ventralement. L'interhyal n'a pas été observé, sans doute parce que, dans cette espéce, il demeurait cartilagineux. J'ai d'ailleurs remarqué que le squelette viscéral et l'endocrâne sont, dans l'ensemble, moins ossifiés dans cette espèce que chez *B. reuterskioldi*.

Chez *Acrorhabdus* sp. de l'Eotrias du Spitsberg, le symplectique et l'interhyal ne sont présents simultanément que sur un des deux exemplaires (P 1009 ; pl. III A).

Symplectique. — Il est bien ossifié sauf au niveau du condyle dorsal (fig. 5). Possédant toutes les caractéristiques de celui de *Boreosomus reuterskioldi*, il en diffère cependant par un plus ou moins grand développement de sa partie ventrale (pl. III). De ce fait, sa surface d'articulation (art.Sy.Mk) avec l'os de Meckel est beaucoup plus étendue que chez *B. reuterskioldi*.

Interhyal. — Trés renflé á son extrémité distale, il a une forme en massue qui le rapproche de celui des Téléostéens (Forey, 1973 ; fig. 25). Sur le spécimen SVT 6 a (pl. III B), entre le

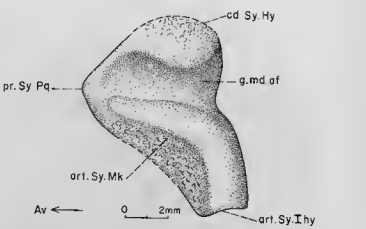


Fig. 5. — *Acrorhabdus* sp.
Reconstitution du symplectique en vue latérale (d'après les spécimens SVT 6 a et P. 1009 (pl. III).

symplectique et le néocératohyal antérieur qui sont ossifiés et en place, je n'ai mis en évidence aucun élément malgré un dégagement très poussé de cette région ; on peut admettre que l'interhyal et le néocératohyal antérieur n'ont pas été conservés parce qu'ils étaient cartilagineux. Comme je n'ai pu déterminer l'espèce des deux spécimens étudiés, on ne peut savoir si l'état cartilagineux de ces éléments sur l'exemplaire SVT 6 a est dû au jeune âge ou á une variation interspécifique.

Chez *Acrorhabdus bertili* Stensiö de l'Eotrias du Spitsberg, l'éventuelle présence d'un interhyal avait été évoquée par Stensiö (1921 : 226). Aprés étude du spécimen P 174 sur lequel cet auteur a basé son hypothèse, j'estime que l'empreinte qu'il a signalée est trop étendue et superficielle pour être celle d'un interhyal ; elle correspond sans doute á un rayon branchiostége.

Ptycholepidae

Chez *Ptycholepis bollensis* Agassiz du Lias de France, deux exemplaires m'ont permis d'observer en connexion le symplectique et l'interhyal (fig. 6 A ; pl. IV B-C).

Symplectique. — Il possède toutes les caractéristiques de ceux de *Boreosomus* et d'*Acrorhabdus* ; mais étant donné la faible extension de sa partie ventrale, il est plus proche de celui de *Boreosomus*. Sur un des spécimens (fig. 6 B ; pl. IVA) il est dissocié á la fois de l'hyomandibu-

Source : MNHN, Paris

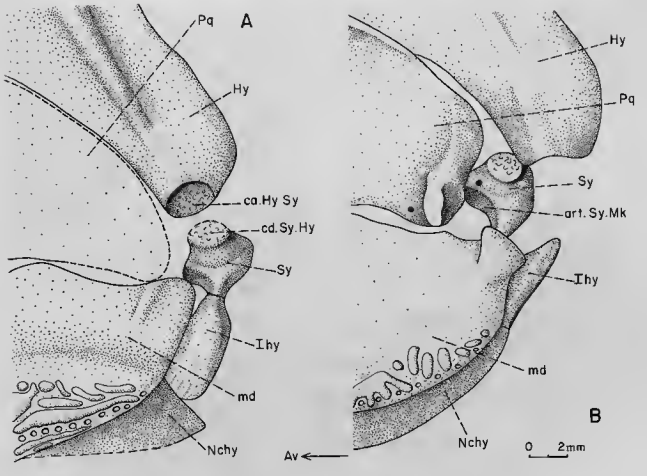


FIG. 6. — *Ptycholepis bollensis*
Dessins d'après nature de la région postérieure des arcs mandibulaire et hyoïdien en vue latérale.
A) Spécimen STC 28 (pl. IV B) ; B) Spécimen STC 26 (pl. IV A ; le symplectique et le palatocarré sont déplacés vers l'avant).

laire, de la mandibule et de l'interhyal, tandis que son processus antérieur est encore en connexion avec le palatocarré ; on peut supposer que des ligaments devaient relier solidement le symplectique au palatocarré. Le condyle dorsal (cd.Sy.Hy) s'articule sur l'hyomandibulaire dans une cavité (ca.Hy.Sy) située dans la région antérieure de l'extrémité distale de l'hyomandibulaire.

Interhyal. — Étroit à son extrémité dorsale, il est légèrement aplati mésio-latéralement comme chez *Boreosomus reuterskioldi*.

PYGOPTERIDAE

Chez « *Pygopterus* » *degeeri* Stensiö de l'Eotrias du Spitsberg, seul le symplectique a pu être mis en évidence (fig. 7 ; pl. V), l'unique spécimen étant incomplet dans la région de l'interhyal.

Symplectique. — Très bien ossifié, il a la forme d'un cylindre trapu, légèrement plus large au sommet qu'à sa base. Sa face latérale est creusée d'une gouttière large (g.md.af), peu profonde, légèrement oblique vers l'avant et le haut, dans laquelle devait passer l'artère mandibulaire afférente (cf. p. 29).

Dorsalement, un volumineux condyle (cd.Sy.Hy) s'emboîte dans une cavité articulaire (ca.Hy.Sy) occupant la totalité de l'extrémité distale de l'hyomandibulaire (fig. 7 ; pl. V B, C) et non pas, comme chez *Boreosomus*, la seule région antérieure de cette extrémité (fig. 4 A). L'aspect grumeleux du condyle permet de penser que, du

Source : MNHN, Paris

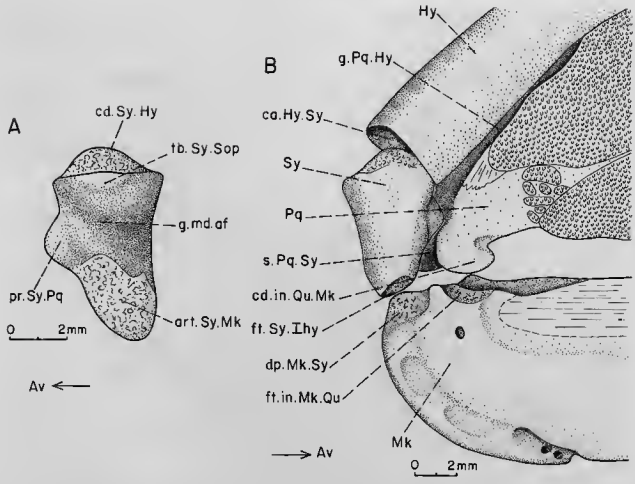


FIG. 7. — *« Pygopterus » degeeri*

A) Reconstitution du symplectique en vue latérale (SVT 30 b) ; B) Dessin d'après nature du spécimen SVT 30 b (pl. V B, C) illustrant les relations entre l'hyomandibulaire, le symplectique et l'arc mandibulaire en vue mésiale (le symplectique est légèrement déplacé vers le haut).

vivant du poisson, il était recouvert de cartilage articulaire.

Antérieurement, un processus (pr.Sy.Pq), aplati mésio-latéralement et bien individualisé, s'articule dans un sillon vertical (s.Pq.Sy) séparant la partie postérieure des deux condyles quadrato-mandibulaires (fig. 10 A).

Antéro-ventro-latéralement, une surface étendue (art.Sy.Mk), légèrement bombée, s'articule sur la face postéro-mésiale de l'os de Meckel dans une dépression (dp.Mk.Sy) située en arrière de la fossette interne et mésialement à la fossette externe pour les condyles quadrato-mandibulaires.

Ventralement, s'observe, en vue mésiale, une fossette allongée (ft.Sy.Ihy) dans laquelle devait s'articuler l'interhyal.

Latéralement, une tubérosité saillante (tb.Sy. Sop) devait entrer en contact avec le sousopercule qui le recouvrait.

CHEIROLEPIDAE

Chez *Cheirolepis canadensis* Whiteaves du Dévonien supérieur du Canada, le symplectique et l'interhyal sont assez bien ossifiés sur le spécimen que j'ai partiellement dégagé (fig. 8 ; pl. VI B).

Symplectique. — Triangulaire et aplati mésio-latéralement, il diffère nettement de ceux des autres « Chondrostéens » fossiles, notamment *Boreosomus reuterskioldi* et *« Pygopterus » degeeri*.

Source : MNHN, Paris

Dorsalement, l'extrémité, rectiligne et mince, ne présente pas de condyle comme chez *B. reuterskioldi* et *« P. » degeeri* ; elle devait donc s'articuler dans une fossette peu profonde de l'extrémité distale de l'hyomandibulaire ; mais ce ne peut être là qu'une hypothèse, l'hyomandibulaire n'étant pas observable. Le symplectique est très large dorsalement ; on peut donc penser qu'il s'articulait, comme chez *« P. » degeeri*, sur la totalité de l'extrémité distale de l'hyomandibulaire et non sur sa seule région antérieure comme chez *B. reuterskioldi*.

Antérieurement, un processus mal individualisé (pr.Sy.Pq) devait sans doute s'articuler dans une dépression située en arrière des condyles quadrato-mandibulaires.

Antéro-ventralement, une légère concavité (art. Sy.Mk) devait loger l'extrémité postéro-dorsale de l'os de Meckel. En raison de la faible épaisseur du symplectique, cette surface articulaire n'est pas aussi étendue que chez *B. reuterskioldi* et *« P. » degeeri* (fig. 3-4, 7) chez lesquels le symplectique s'articule de plus sur la face mésiale de l'os de Meckel.

Ventralement, l'extrémité (art.Sy.Ihy) devait être en relation avec l'interhyal, lequel est, sur le spécimen étudié, légèrement déplacé antéro-dorsalement.

Latéralement, une crête verticale (cr.Sy.Sop) devait entrer en contact avec le sousopercule. Un orifice (o.md.af) perce la face latérale, il livrait peut-être passage à l'artère mandibulaire afférente qui, chez *B. reuterskioldi* (fig. 4) et *« P. » degeeri* (fig. 7 A), empruntait une gouttière (g.md.af).

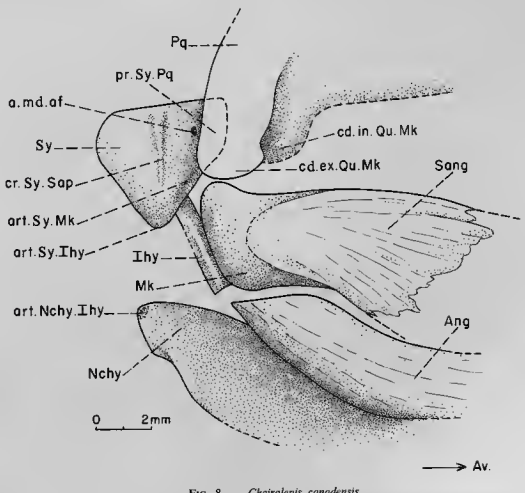


FIG. 8. — *Cheirolepis canadensis*
Dessin d'après nature du spécimen P 2991 a (pl. VI B) montrant les éléments accessoires, le néocératohyal et la région postérieure de l'arc mandibulaire en vue latérale légèrement postérieure.

Source : MNHN, Paris

Interhyal. — En forme de baguette très aplatie mésio-latéralement, il se creuse ventralement en une gouttière. Il s'articule sur l'extrémité postéro-dorsale du néocératohyal qui présente à cet effet une surface articulaire (art.Nchy.Ihy).

Palaeoniscidae

Chez *« Pteronisculus » gyrolepidoides* Stensiö de l'Eotrias du Spitsberg, j'ai dégagé sur un spécimen le symplectique et un élément qui doit correspondre à l'interhyal (fig. 9 ; pl. VI C).

Symplectique. — De forme globuleuse, il présente un processus (pr.Sy.Pq) mal individualisé qui devait s'articuler sur la face postéro-mésiale du palatocarré. Son condyle dorsal (cd.Sy.Hy) se loge dans une cavité occupant toute l'extrémité distale de l'hyomandibulaire comme chez *« Pygopterus » degeeri*. Sa surface antéro-ventro-latérale, légèrement concave, devait s'articuler avec l'os de Meckel sur une région située en arrière de la fossette interne et mésialement à la fossette externe pour les condyles quadrato-mandibulaires, comme chez *« P ». degeeri*.

Interhyal. — Il a la forme d'un cylindre trapu légèrement aplati mésio-latéralement.

Chez les espèces de *Pteronisculus* de l'Eotrias du Groenland, un symplectique est présent ainsi que l'a observé Nielsen (1942) ; mais, pas plus que cet auteur, je n'ai pu mettre en évidence d'interhyal.

— Chez *Pteronisculus aldingeri* Nielsen, le symplectique n'est bien ossifié sur aucun exemplaire ; c'est sans doute la raison pour laquelle il ne présente pas de condyle dorsal. Selon Nielsen (1942 : 175), la règion antérieure se loge entre les deux condyles quadrato-mandibulaires ; la liaison symplectique-palatocarré est donc semblable à celle que j'ai observée chez *« Pygopterus » degeeri* (cf. p. 32). Sur l'exemplaire VP 826 déjà étudié par Nielsen, j'ai observé entre le symplectique et le néocératohyal — à l'emplacement de l'interhyal — de nombreux granules, gros comme une tête d'épingle, de la même teinte que l'os,

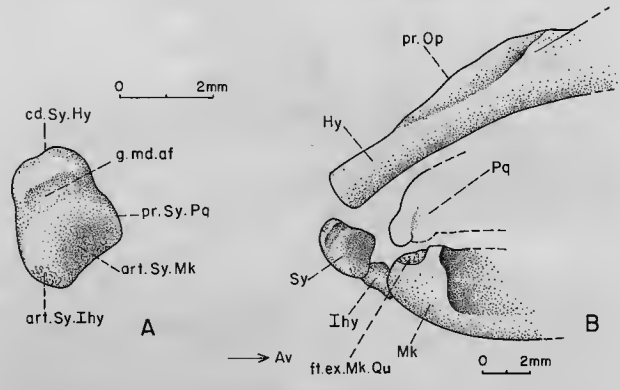


Fig. 9. — *« Pteronisculus » gyrolepidoides*

A) Symplectique en vue latérale (SVT 38) ; B) Dessin d'après nature du spécimen SVT 38 (pl. VI C) montrant les éléments accessoires, l'hyomandibulaire et la région postérieure de l'arc mandibulaire en vue latérale.

Source : MNHN, Paris

dont certains sont bien visibles sur la planche 20 de NIELSEN. Comme j'ai trouvé à plusieurs reprises dans le matériel du Spitsberg de semblables granulations au voisinage des zones recouvertes de cartilage articulaire, je pense qu'elles peuvent représenter un constituant du cartilage de l'interhyal. Tous les autres éléments de l'arc hyoïdien étant ossifiés, cet exemplaire montre que l'interhyal était le dernier élément à rester cartilagineux. Par ailleurs l'interhyal n'étant pas ossifié sur aucun des spécimens, on peut penser qu'il ne s'ossifiait jamais chez cette espèce.

— Chez *Pteronisculus magna* Nielsen, la partie ventrale du symplectique est beaucoup plus développée que chez *P. aldingeri* ; de ce fait, sa surface d'articulation pour la mandibule (art.Sy.Mk) est beaucoup plus étendue (pl. VI D).

COCCOCEPHALICHTHYIDAE

Chez *Cocconiscus wildi* Watson du Westphalien supérieur d'Angleterre, l'holotype récemment retrouvé par le musée de Manchester (cf. POPLIN, 1974 : 111) montre le moulage négatif d'une partie de l'arc hyoïdien (pl. VI E). L'empreinte d'un élément allongé faisant suite vers le bas aux empreintes de l'hyomandibulaire et du symplectique (POPLIN, 1974) peut, à mon avis, témoigner de la présence de l'interhyal.

COLOBODONTIDAE

Chez *Perleidus woodwardi* Stensïo de l'Eotrias du Spitsberg, seul un symplectique mal ossifié, en connexion avec le palatocarré, a pu être mis en évidence sur un spécimen (pl. VI A). Cet os est un peu plus allongé que celui des autres genres étudiés dans ce travail ; il a la même largeur que l'extrémité distale de l'hyomandibulaire sur la totalité de laquelle il s'articule. Dans ce genre, où l'hyomandibulaire est proche de la verticale, le symplectique ne s'articule donc pas sur l'avant de l'extrémité de cet élément comme chez les Boreosomidae et les Ptycholepidae (fig. 4, 6), mais comme chez les formes *(« Pygopterus » degeeri, « Pteronisculus » gyrolepidoides)* où l'hyomandibulaire est incliné (fig. 7, 9).

CONCLUSIONS ANATOMIQUES

De l'étude des « Chondrostéens » fossiles, il ressort que la région moyenne de l'arc hyoïdien présente un symplectique et un interhyal articulés l'un sur l'autre, comme actuellement chez *Acipenser* et *Polyodon*. Le seul élément qui avait été jusqu'ici observé — car bien ossifié dans la plupart des espèces — est un symplectique comme l'avaient admis ALDINGER (1937), NIELSEN (1942) et LEHMAN (1952).

Symplectique. — Dans la majorité des «Chondrostéens» fossiles, il est globuleux ou cylindrique, sauf chez *Cheirolepis canadensis* où il est très aplati mésio-latéralement.

Il s'articule sur l'extrémité distale de l'hyomandibulaire selon deux modalités :

— 1) son bord dorsal rectiligne et mince, devait se loger dans une fossette peu profonde de cette extrémité (*Cheirolepis canadensis*) ;

— 2) son bord dorsal présente un condyle qui se loge dans une cavité hémisphérique creusée :

- soit dans la totalité de cette extrémité chez la plupart des « Chondrostéens », aussi bien ceux dont l'hyomandibulaire est incliné *(« Pygopterus » degeeri* et *« Pteronisculus » gyrolepidoides)* que ceux dont l'hyomandibulaire est redressé *(Perleidus woodwardi)* ;
- soit dans la seule partie antérieure de cette extrémité chez *Boreosomus, Acrorhabdus* et *Ptycholepis* dont l'hyomandibulaire est vertical. Chez ces poissons, cette disposition est due à l'élargissement de la partie ventrale de l'hyomandibulaire.

Le symplectique s'articule par un processus antérieur sur la face postéro-mésiale du palatocarré de manière différente selon la disposition des condyles quadrato-mandibulaires (fig. 10) :

- chez les « Chondrostéens » qui présentent deux condyles — notamment *Cheirolepis canadensis, « Pygopterus » degeeri* et *« Pteronisculus » gyrolepidoides* — le processus se loge dans une dépression verticale séparant la partie arrière des condyles ;

Source : MNHN, Paris

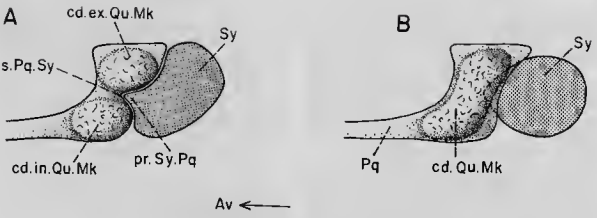


FIG. 10. — Actinoptérygiens primitifs

Schèmas des relations entre le symplectique et le palatocarré selon la disposition des condyles quadrato-mandibulaires (le symplectique est coupé horizontalement au niveau de son processus d'articulation avec le palatocarré alors que la région des condyles est vue par sa face ventrale).

A) *« Pygopterus » degeeri*, présence d'un double condyle ; B) *Boreosomus reuterskioldi*, présence d'un condyle unique.

— chez les « Chondrostéens » dont les condyles sont réunis — *Boreosomus, Acrorhabdus* et *Ptycholepis* — le processus se loge dans une profonde fossette située en dessus et en arrière du condyle.

Il est lié à l'extrémité postéro-dorso-mésiale de l'os de Meckel par une surface articulaire qui est soit concave (Boreosomidae, Ptycholepidae), soit légèrement bombée *(« Pygopterus » degeeri, «Pteronisculus» gyrolepidoides)*. L'importance de cette surface dépend du développement de la partie ventrale du symplectique, laquelle est variable selon les genres et les espèces ; elle est particulièrement étendue chez *Acrorhabdus* sp.

Il est connecté par son extrémité distale avec l'interhyal.

Il est en relation avec le sousopercule par une crête verticale *(Cheirolepis canadensis)* ou par une tubérosité *(« Pygopterus » degeeri)*.

Sa face latérale est, chez la majorité des « Chondrostéens », creusée d'une gouttière dans laquelle devait se loger l'artère mandibulaire afférente. Cette gouttière est absente chez *Cheirolepis canadensis* ; à sa place on observe un orifice qui livrait peut-être passage à cette artère.

Interhyal. — Il relie le symplectique au néocétohyal. Sa forme est celle d'une mince baguette chez *Cheirolepis canadensis* ou d'un cylindre allongé en massue chez les autres « Chondrostéens ». Du fait de son articulation avec le symplectique — lequel est en relation avec l'extrémité postéro-mésiale de l'os de Meckel —, il est, par rapport au plan sagittal de l'animal, situé plus profondément que le mandibule. C'est une des raisons pour lesquelles l'interhyal n'avait pas été observé jusqu'à présent. Une autre raison est que, chez certaines espèces — notamment *Boreosomus piveteaui* et *Pteronisculus aldingeri* —, il demeurait probablement cartilagineux comme chez les Chondrostéens actuels.

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION SUR LES HOMOLOGIES

Le symplectique et l'interhyal étant disposés l'un en dessous de l'autre chez les « Chondrostéens » et l'un derrière l'autre chez les Néoptérygiens, on peut se demander si ces éléments sont homologues dans les deux groupes.

Arguments embryologiques

Symplectique. — D'après Daget (1950 : 113), Gardiner (1973 : 122 ; 1984) et Patterson (1973 : 248 ; 1982), l'élément articulé sur la région distale de l'hyomandibulaire des Chondrostéens actuels ainsi que l'unique élément accessoire trouvé jusqu'à présent chez les « Chondrostéens » fossiles ne sont pas homologues du symplectique des Néoptérygiens car leur origine serait différente dans les deux groupes. Ces auteurs admettent, sans donner d'ailleurs d'arguments, que, chez les Chondrostéens actuels, l'élément en question provient d'une ébauche qui, dès son origine, serait indépendante alors que chez les Néoptérygiens, d'après les travaux de Pehrson (1922), Hammarberg (1937) et Holmgren (1943), il se forme dans le même cartilage que l'hyomandibulaire (cf. p. 25).

En fait, aucun auteur ne semble avoir observé chez les Chondrostéens actuels de symplectique qui soit indépendant dès son apparition. Au contraire, les anciennes études de Parker (1882 : 147) et De Beer (1925 : 676) sur *Acipenser* ont mentionné que le symplectique n'apparaît pas dans les tout premiers stades du développement et qu'il se forme aux dépens de l'extrémité distale de l'épihyal. De même, l'étude plus détaillée de Sewertzoff (1928 : 234) sur *Acipenser* montre que, dans le cartilage de l'épihyal, apparaissent d'abord deux centres de chondrification qui se séparent ensuite pour donner l'hyomandibulaire et le symplectique. L'origine du symplectique est donc la même chez les « Chondrostéens » et chez les Néoptérygiens.

Interhyal. — D'après Sewertzoff (1928 : 262) chez *Acipenser* et d'après Stöhr (1882) chez *Salmo*, il est issu de l'extrémité postérieure du cératohyal. Pour Holmgren (1943 : 105), chez *Acipenser*, comme chez *Lepisosteus*, *Amia* et *Salmo*, l'interhyal résulte de la fusion d'un composant mésial dont le matériel provient de l'arc hyoïdien, ainsi que d'un composant latéral représenté par un rayon branchial de l'épihyal. Bertmar (1959 : 333) a confirmé l'observation d'Holmgren chez le Téléostéen *Hepsetus* et a, de plus, recherché à partir de quel élément hyoïdien se constitue le composant mésial ; mais il n'a pas discerné si ce composant provenait de l'épihyal ou du cératohyal. Récemment, Jollie (1980 : 229) affirme que, chez *Acipenser*, le composant mésial se constitue, en grande partie, par la fragmentation postérieure du cératohyal. On verra par la suite (cf. p. 45) qu'une partie de l'interhyal peut en effet provenir de l'individualisation d'un processus postéro-dorsal du cératohyal, primitivement présent chez les Ostéichthyens (cf. p. 58).

L'essentiel à retenir ici de ces travaux est que l'origine embryologique de l'interhyal est la même chez les « Chondrostéens » et chez les Néoptérygiens ; ce qui prouve l'homologie de cet élément dans les deux groupes.

Arguments anatomiques

L'étude anatomique montre que l'élément qui, chez les « Chondrostéens », est relié à l'extrémité distale de l'hyomandibulaire, s'articule avec le palatocarré et la mandibule comme le symplectique des Parasemionotidae, de *Furo* et *Caturus* (fig. 2 B, 25-27 ; Patterson, 1973). Il s'agit donc bien d'un symplectique homologue de celui des Néoptérygiens. L'interhyal des Néoptérygiens, malgré la perte de sa liaison avec le symplectique, demeure l'homologue de celui des « Chondrostéens », sa liaison avec le néocératohyal étant restée inchangée.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS ET DÉFINITIONS

Un symplectique et un interhyal sont présents chez les « Chondrostéens » comme chez les Néoptérygiens. Bien que n'ayant pas la même position l'un par rapport à l'autre dans ces deux groupes, ils sont homologues, leur origine embryologique est en effet identique ; de plus, la plupart de leurs connexions sont restées les mêmes au cours de l'évolution.

Chez les « Chondrostéens », la position de l'interhyal au-dessous du symplectique correspond à la disposition primitive des éléments d'un arc branchial. L'arrangement néoptérygien où l'interhyal est situé en arrière du symplectique est donc spécialisé.

En conséquence, on peut maintenant proposer de nouvelles définitions de ces éléments en se basant sur l'anatomie des « Chondrostéens » et non plus sur celle des Néoptérygiens :

— le symplectique est un élément hyoïdien qui relie l'hyomandibulaire au palatocarré et à l'os de Meckel ; il assure également la continuité de l'arc hyoïdien par l'intermédiaire de l'interhyal. Il provient de la fragmentation distale de l'épihyal ;

— l'interhyal est un autre élément hyoïdien qui relie le symplectique au néocératohyal, assurant ainsi la continuité de l'arc hyoïdien. Il provient essentiellement de la fragmentation postérieure du cératohyal et, pour une faible part, d'un rayon branchial de l'épihyal.

Source : MNHN, Paris

LE SYMPLECTIQUE CHEZ LES RHIPIDISTIENS

Chez les Ostéolépiformes, JARVIK (1954, fig. 23) a signalé, sur *Eusthenopteron*, un élément situé contre le palatocarré, entre l'extrémité distale de l'hyomandibulaire et le cératohyal, selon lui, il s'agit d'un « stylohyal » (= interhyal du présent travail). Par la suite, BJERRING (1979, fig. 4) et JARVIK (1980 a, fig. 109) ont donné une autre reconstitution d'*Eusthenopteron* où le même élément n'est pas relié au palatocarré et s'articule sur un processus postéro-dorsal bien individualisé (pr. Chy) du cératohyal (fig. 11 A). Chez *Thursius* et *Gyroptychius*, VOROB'EVA (1977 : 57, 129, 141 ; fig. 14 D) interprète comme un « interhyal » un élément relié vers l'avant au palatocarré.

Chez les Porolépiformes (fig. 11 B), JARVIK (1972 : 76 ; fig. 27, 87) a reconstitué cette région à partir d'observations sur *Glyptolepis groenlandica* et *Porolepis brevis*. Selon lui, la partie ventrale de l'hyomandibulaire s'écarte postérieurement du palatocarré, laissant un espace comblé par un symplectique mal ossifié qui unit le palatocarré à la partie antérieure de l'extrémité distale de l'hyomandibulaire. Celle-ci est alors reliée au cératohyal soit directement, soit indirectement par l'intermédiaire d'un interhyal non observé.

D'après JARVIK (1972 : 212 ; 1980 a, b), l'organisation de la partie moyenne de l'arc hyoïdien est donc fondamentalement différente chez les Ostéolépiformes et les Porolépiformes (fig. 11), les premiers possédant un interhyal, les seconds un symplectique. Cette distinction vient à l'appui de sa thèse sur le diphylétisme des Tétrapodes :

— les Porolépiformes seraient à l'origine des Urodèles ; on retrouverait dans la larve d'*Hynobius* (fig. 20 B-C) la présence d'un symplectique ;

— les Ostéolépiformes seraient à l'origine des autres Tétrapodes ; dans les osselets de l'oreille moyenne des Mammifères, l'interhyal constituerait l'enclume, l'hyomandibulaire et le cératohyal postérieur formeraient l'étrier et le marteau.

POROLÉPIFORMES

Cette étude est fondée sur un spécimen de *Porolepis brevis* Jarvik de l'Eodévonien du Spitsberg dont j'ai partiellemement dégagé les arcs mandibulaires et hyoïdiens.

Sur le côté gauche, l'élément accessoire et l'hyomandibulaire étaient désarticulés et déplacés vers l'arrière ; l'élément accessoire a pu être isolé de la gangue et replacé en connexion soit avec l'arc mandibulaire (pl. VII A), soit avec l'hyomandibulaire (pl. VII B), permettant ainsi une « vérification expérimentale » de ses rapports avec les os voisins.

Sur le côté droit (pl. VII E), l'élément accessoire est moins bien ossifié ; mais il est encore en relation avec l'hyomandibulaire.

Palatocarré. — La face postéro-dorsale (fig. 13 A ; pl. VII D) est creusée d'une gouttière large et profonde (g.Pq.Hy) qui se rétrécit vers le bas en un léger sillon (s.Pq), puis s'élargit à

Source : MNHN, Paris

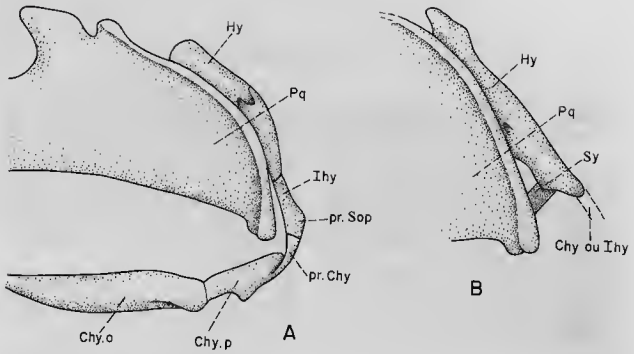


FIG. 11. — Schémas illustrant les conceptions de JARVIK sur l'organisation de la région moyenne de l'arc hyoïdien des Ostéolépiformes et des Porolépiformes.
A) *Eusthenopteron foordi* (d'après BJERRING, 1979, fig. 4 ; JARVIK, 1980 a, fig. 109) ; B) *Glyptolepis groenlandica* (d'après axes de rotation dans le plan sagittal ou dans un plan approximativement parasagittal

nouveau jusqu'à l'articulation mandibulaire en une fossette peu profonde (ft.Pq.Sy). Dans la gouttière dorsale se loge l'hyomandibulaire et dans la fossette ventrale l'élément accessoire qui, de ce fait, doit être considéré comme un symplectique. C'est au niveau du sillon peu marqué que se situe le contact entre l'hyomandibulaire et le symplectique.

Os de Meckel. — Cet os (fig. 13) forme, en arrière de l'articulation mandibulaire, un léger processus postéro-dorsal (pr.Mk.Sy) dont l'extrémité présente une surface d'aspect grumeleux (art.Mk.Sy) qui devait s'articuler avec le symplectique (cf. ci-après) et qui rappelle le processus rétroarticulaire de *Megalichthys* (cf. WATSON 1926 : fig. 38), d'*Holoptychius* et de *Lamprotolepis* (cf. VOROB'EVA 1977 : 57).

Hyomandibulaire. — L'extrémité distale, aplatie mésio-latéralement (fig. 12 A-B), est creusée sur toute sa surface d'une fossette peu profonde (ft.Hy.Sy), dépourvue d'os « périostique », dans laquelle vient s'articuler le symplectique (cf. ci-dessous).

Sur la face latérale (fig. 12 A ; pl. VII A-B, E) débouche le canal hyomandibulaire qui se prolonge ventralement en une profonde et large gouttière (g.hop + VIIhmd) dans laquelle devait cheminer l'artère hyooperculaire et le tronc hyomandibulaire du nerf facial, connue actuellement chez *Latimeria* (cf. MILLOT & ANTHONY, 1958, 1965 ; MILLOT *et al*, 1978) et *Amia* (cf. ALLIS, 1897, 1912 ; MILLOT *et al*, 1978). Cette gouttière bifurque en formant :

— un sillon antérieur (s.md + VIImd) qui devait loger l'artère mandibulaire et la branche mandibulaire du nerf facial ;

— un sillon postérieur (s.hy + VIIhy) qui devait loger l'artère hyoïdienne et la branche hyoïdienne du nerf facial.

Le bord antérieur se loge sur ses 2/3 inférieurs dans la gouttière (g.Pq.Hy) de la face postéro-dorsale du palatocarré (fig. 13 A). D'après JARVIK (1972, 1980 a), chez *P. brevis*, la partie ventrale de l'hyomandibulaire s'écarterait du palatocarré. En fait, l'hyomandibulaire devait obligatoirement se loger dans cette gouttière en

Source : MNHN, Paris

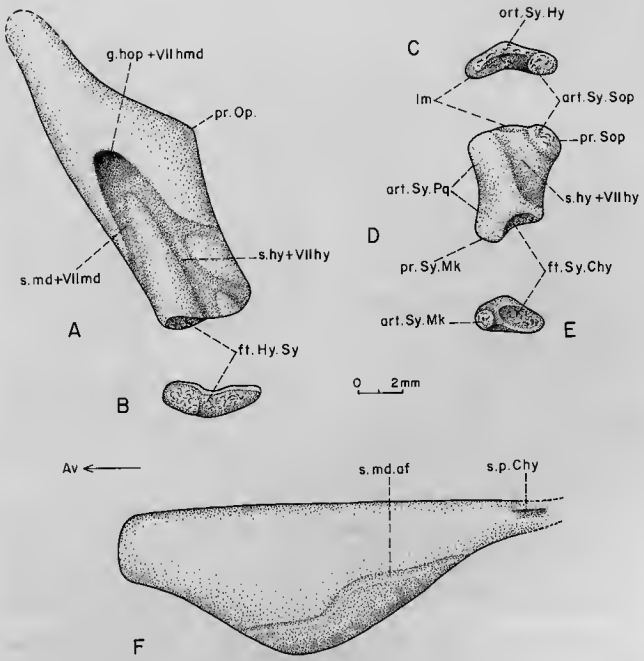


FIG. 12. — *Porolepis brevis* (SVD 246, pl. VII)

Arc hyoïdien gauche. A) Hyomandibulaire en vue latérale ; B) Hyomandibulaire en vue ventrale ; C) Symplectique en vue dorsale ; D) Symplectique en vue latérale ; E) Symplectique en vue ventrale ; F) Cératohyal incomplet en vue latérale.

Source : MNHN, Paris

raison de ses rapports avec le symplectique qui s'articule avec le palatocarré et l'os de Meckel. Sur le côté gauche du spécimen (pl. VII B), la partie ventrale de l'hyomandibulaire est très éloignée du palatocarré ; mais il s'agit là d'un déplacement *post-mortem*.

Symplectique. — Il a la forme d'un coussinet quadrangulaire aplati mésio-latéralement (fig. 12 C-E ; pl. VII A-B). Sa face latérale est creusée d'un large sillon (s.hy + VIIhy) incliné dorso-postérieurement, qui devait loger l'artère hyoïdienne et la branche hyoïdienne du nerf facial provenant de l'hyomandibulaire (cf. ci-dessus).

Dorsalement, il présente une surface articulaire (art.Sy.Hy) formant en son milieu une petite lame aplatie mésio-latéralement (lm). Cette surface s'articule de toute évidence (fig. 13 B) sur l'ensemble de l'extrémité distale de l'hyomandibulaire pour plusieurs raisons :

— les modelés des deux os coïncident parfaitement (pl. VII B) ;

— les sillons pour l'artère hyoïdienne et la branche hyoïdienne du nerf facial sont en continuités ;

— le symplectique et l'hyomandibulaire sont dans cette position du côté droit du spécimen (pl. VII E).

Le bord antérieur (art.Sy.Pq) s'articule dans la fossette (ft.Pq.Sy) de la face postérieure du palatocarré (fig. 13 A). Dans cette position (pl. VII A), le symplectique ne dépasse pas vers le bas le niveau de l'articulation de la mandibule ; sa face latérale se trouve dans le même plan que celle du rebord postérieur du palatocarré.

L'angle antéro-ventral forme un processus arrondi (pr.Sy.Mk) présentant une surface articulaire (art.Sy.Mk) dépourvue d'os « périostique » (fig. 12 E). Celle-ci devait s'articuler avec le processus postéro-dorsal (pr.Mk.Sy) de l'os de Meckel (fig. 13 B).

La face ventrale est creusée, sur ses 2/3 postérieurs, d'une fossette articulaire (ft.Sy.Chy) dont l'aspect grumeleux permet de penser que, sur le vivant, elle était recouverte de cartilage ; le cératohyal devait s'y articuler (cf. ci-dessous).

L'angle postéro-dorsal forme un large processus (pr. Sop) dirigé légèrement vers l'extérieur et dont l'extrémité arrondie (art.sy.Sop), dépourvue d'os « périostique », devait s'articuler latéralement avec un os dermique de couverture dont l'interprétation est maintenant discutée.

Chez *P. brevis* et *Holoptychius* sp. (cf. JARVIK, 1972 : 111 ; fig. 45, 92 A), le symplectique est recouvert par le préoperculosousmandibulaire situé sur le bord antéro-ventral du sousopercule. Chez les Ostéolépiformes (JARVIK, 1980 a, fig. 109), le préoperculosousmandibulaire étant absent, l'élément accessoire est alors recouvert par le sousopercule avec lequel il s'articule par un processus (pr.Sop) de son bord postérieur (fig. 11 A). Ce processus étant, chez *P. brevis*, situé au voisinage du sousopercule, on peut envisager que le symplectique s'articulait sur lui, comme chez les Ostéolépiformes, même si la majeure partie du symplectique est recouverte par le préoperculo-sousmandibulaire. D'ailleurs cette disposition se retrouve dans les rapports entre l'hyomandibulaire et l'opercule : l'hyomandibulaire est en grande partie recouvert par le préopercule, alors qu'il s'articule avec l'opercule par son processus operculaire (pr.Op ; fig. 12 A).

Cératohyal. — Il a la forme d'une lame aplatie mésio-latéralement qui se rétrécit à ses deux extrémités (fig. 12 F ; pl. VII C). Sur le spécimen étudié, les cératohyaux gauche et droit, dissociés du reste de l'arc hyoïdien et mal délimités postérieurement, sont sans aucun doute incomplets (cf. ci-dessous).

Sa face latérale présente un sillon sinueux et peu profond (s.md.af) qui devait loger, comme chez les « Chondrostéens » (cf. p. 29) et les Dipneustes (MILES, 1977 : 281), l'artère mandibulaire afférente, prolongement antérieur de l'artère hyoïdienne. Un autre sillon (s.p.Chy), profond et court, s'observe sur l'extrémité postérieure du cératohyal gauche ; une interprétation est proposée ci-après.

Les modalités de la liaison postéro-dorsale du cératohyal doivent être discutées.

L'hypothèse de JARVIK (1972), selon laquelle le cératohyal serait lié á l'extrémité distale de l'hyomandibulaire (fig. 11 B), est éliminée par le fait

Source : MNHN, Paris

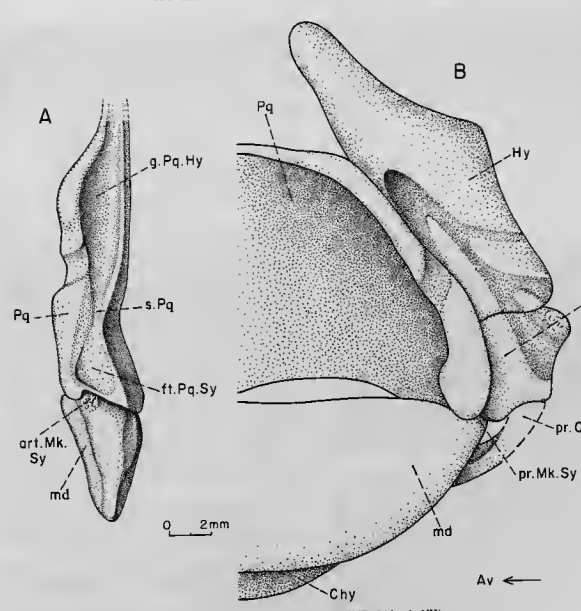


FIG. 13. — *Porolepis brevis* (SVD 246, pl. VII)

A) Vue postérieure de l'arc mandibulaire gauche ; B) Reconstitution de l'arc hyoïdien et de ses relations avec l'arc mandibulaire en vue latérale.

que, en réalité, le symplectique occupe la totalité de l'extrémité distale de celui-ci (cf. ci-dessus).

On doit plutôt envisager que le cératohyal était lié au symplectique qui présente une fossette articulaire ventrale (fig. 12 D-E). Cependant, tel que j'ai pu l'observer (fig. 12 F), il ne pouvait pas s'articuler sur le symplectique tout en gardant sa position normale entre les mandibules. Le symplectique se situe en effet très latéralement par rapport « au corps » du cératohyal. De ce fait, le symplectique et le cératohyal devaient être reliés :

— soit par l'intermédiaire d'un interhyal comme chez les « Chondrostéens » (fig. 2 A, 3 A) ;

— soit directement par un processus postéro-dorsal du cératohyal (pr.Chy ; fig. 13 B) orienté légèrement vers l'extérieur comme chez *Eusthenopteron* (fig. 11 A ; BJERRING, 1979 ; JARVIK, 1980 a).

La présence d'un processus postéro-dorsal me paraît la plus vraisemblable car un deuxième

Source : MNHN, Paris

élément accessoire n'a jamais été observé. De plus, le profond sillon (s.p.Chy) de la région postérieure du cératohyal gauche semble indiquer le départ d'un tel processus dans une direction dorso-latérale par rapport au « corps » du cératohyal ; d'ailleurs, un sillon similaire s'observe chez *Eusthenopteron* (fig. 11 A). On doit finalement conclure que, sur le vivant, le processus postéro-dorsal du cératohyal devait être cartilagineux, ce qui explique l'imprécision des limites postérieures de cet élément sur le spécimen étudié.

OSTÉOLÉPIFORMES

L'élément accessoire des Ostéolépiformes est-il un symplectique comme celui des Porolépiformes ?

Une réponse partielle a déjà été donnée par Vorob'eva (1977 : 57, 141). Mais elle a nommé mal à propos l'élément accessoire « stylohyal » (= interhyal du présent travail) au lieu de symplectique, alors que, chez *Thursius estonicus* et *Gyroptychius pauli*, elle a mis en évidence son articulation avec le palatocarré. Elle n'a pas observé, chez ces espèces, de liaison symplectique-mandibule ; mais elle pense que, chez les formes á processus rétroarticulaire bien développé comme *Megalichthys*, une telle liaison pouvait exister.

Sur la plus récente reconstitution d'*Eusthenopteron* proposée par Jarvik (1980 a, fig. 125, 131), plusieurs détails anatomiques impliquent que l'élément accessoire des Ostéolépiformes n'est pas un interhyal comme cet auteur le pense, mais bien un symplectique en relation avec l'arc mandibulaire comme chez les Porolépiformes :

1) sur la face postérieure du palatocarré, vers le bas de la gouttière où se loge l'hyomandibulaire, s'observe une dépression qui correspond á celle où, chez *P. brevis* (fig. 13 A ; ft.Pq.Sy, s'articule le symplectique ;

2) l'extrémité postéro-dorsale de l'os de Meckel présente une petite surface sur laquelle, d'aprés Jarvik (1980 a : 151), s'insérait le muscle dépresseur de la mandibule. A mon avis, il s'agit plutôt de la zone d'articulation avec le symplectique correspondant à celle que j'aí observée chez *P. brevis* (art.Mk.Sy ; fig. 13 A). D'ailleurs, le muscle dépresseur de la mandibule n'existe que chez les Tétrapodes alors que, chez les poissons Téléostomes, la mandibule s'abaisse principalement par la contraction successive des muscles ventro-latéraux, du sternohyoïdien et du géniohyoïdien (cf. p. 88 ; Schaeffer & Rosen 1961) ;

3) le bord antérieur de l'hyomandibulaire se loge, comme chez *P. brevis*, dans une gouttière creusée sur la face postéro-dorsale du palatocarré ;

4) le symplectique s'articule sur la totalité de l'extrémité ventrale de l'hyomandibulaire comme chez *P. brevis*.

De plus, on vient de voir á propos de *P. brevis*, que les Porolépiformes et les Ostéolépiformes devaient présenter :

— un processus postéro-dorsal du cératohyal articulé avec le symplectique (cf. ci-dessus) ;

— un processus postéro-latéral du symplectique articulé avec le sousopercule (cf. p. 42).

CONCLUSIONS

A la suite de l'étude de *Porolepis brevis*, on peut admettre que, chez les Porolépiformes, un seul élément accessoire — le symplectique — est présent entre l'hyomandibulaire et le cératohyal.

Cette étude montre également que l'anatomie de cette région est très semblable chez les Porolépiformes et les Ostéolépiformes, contrairement à ce que pense Jarvik.

Source : MNHN, Paris

Le symplectique des Rhipidistiens est anatomiquement homologue de celui des Actinoptérygiens. En effet, comme chez les « Chondrostéens » les plus primitifs, il présente les caractères suivants (fig. 13 B) :

— il s'articule sur la totalité de l'extrémité distale de l'hyomandibulaire ;
— il participe à la suspension de l'arc mandibulaire en liant l'hyomandibulaire au palatocarré et à l'os de Meckel ;
— il s'articule latéralement avec le sous-opercule ;
— il assure la continuité de l'arc hyoïdien en reliant l'hyomandibulaire au cératohyal.

En ce qui concerne cette dernière liaison, les deux groupes présentent cependant une différence : le symplectique des Rhipidistiens s'articule sur un processus postéro-dorsal du cératohyal tandis que celui des « Chondrostéens » est relié au cératohyal par l'intermédiaire de l'interhyal. On peut émettre l'hypothèse que le processus postéro-dorsal du cératohyal des Rhipidistiens correspond, du moins en partie, à l'interhyal des Actinoptérygiens, ces structures ayant les mêmes rapports anatomiques dans les deux groupes. De plus, d'après JOLLIE (1980), l'interhyal des Chondrostéens actuels se constitue essentiellement à partir de l'extrémité postérieure du cératohyal (cf. p. 37).

Enfin, le processus postéro-dorsal du cératohyal des Rhipidistiens, de même que l'interhyal des « Chondrostéens », demeure fréquemment cartilagineux alors que le reste de l'arc hyoïdien s'ossifie.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION SUR LA PRÉSENCE D'ÉLÉMENTS ACCESSOIRES CHEZ LES AUTRES GNATHOSTOMES

CHONDRICHTHYENS

Chez les Requins, HOLMGREN (1940 : 184 ; 1943 : 108) a mis en évidence, dès les premiers stades embryonnaires, un élément qui, provenant d'un rayon de l'épimandibulaire, relie l'arc mandibulaire à l'hyomandibulaire (= épihyal du présent travail) et se fusionne ensuite avec lui. Il l'interprète comme un « symplectique », considérant avec ALLIS (1915) que, chez les Téléostéens, le symplectique se forme à partir d'un rayon mandibulaire.

En réalité, depuis les travaux de PEHRSON (1922), SEWERTZOFF (1928), HAMMARBERG (1937) et BERTMAR (1959), nous savons que le symplectique des Actinoptérygiens se constitue aux dépens de l'extrémité distale de l'épihyal (cf. p. 37). On ne peut donc pas admettre la présence d'un symplectique chez les Chondrichthyens.

Pour cette raison, BJERRING (1977, fig. 27) a proposé de nommer « hamulocarré » cet élément qui provient d'un rayon de l'épimandibulaire et se fusionne à l'épihyal.

PLACODERMES

Chez les Arthrodires, STENSIÖ (1969 : 388) a interprété comme un « symplectique » (précédemment appelé par lui — 1963 — « plaque postspiraculaire ») un cartilage ossifié formant un élément plus ou moins développé qui soutient la plaque dermique préoculaire ventrale [= plaque submarginale selon MILES (1971) et GOUJET (1984)]. D'après STENSIÖ, cet élément est soit fusionné au carré — notamment chez *Brachyosteus* et *Tapinosteus* (ibid., fig. 147, 148 D) —, soit indépendant, en particulier chez *Jagorina* (ibid., fig. 157) où il serait peut-être en relation avec l'extrémité postérieure de l'os de Meckel ; il proviendrait de la fusion de rayons branchiaux mandibulaires comme l'élément dénommé « symplectique » par HOLMGREN (1940, 1943) chez les Chondrichthyens.

Une telle interprétation ne peut être retenue puisque STENSIÖ prête à cet élément une origine mandibulaire alors que le symplectique des Actinoptérygiens se forme aux dépens de l'extrémité distale de l'épihyal. De plus, les travaux plus récents de MILES (1971 : 195, fig. 55), chez *Jagorina*, et de GOUJET (1972, 1973, 1975, 1982, 1984), chez plusieurs formes d'Arthrodires, ont montré que cet élément n'a en réalité aucun lien avec l'arc mandibulaire. Pour MILES, il est comparable au cartilage operculaire connu chez les Holocéphales et les Dipneustes. Je retiendrai plutôt l'hypothèse de GOUJET qui, l'ayant observé en détail chez *Arctolepis decipiens* et *Dicksonosteus arcticus*, y voit l'homologue de l'épihyal. Cet élément a en effet les mêmes rapports avec l'endocrâne que l'hyomandibulaire des Ostéichthyens ; sa surface d'articulation avec l'endocrâne se situe juste en arrière de l'orbite et en avant de la surface de contact des deux arcs branchiaux posthyoïdiens.

Source : MNHN, Paris

TÉLÉOSTOMES

Acanthodiens

Chez *Acanthodes bronni* (fig. 14), à partir d'un très beau spécimen de l'Eopermien d'Allemagne, Dean (1907, fig. 12) a clairement figuré un petit élément quadrangulaire qui, de même largeur que l'hyomandibulaire, se situe dans son prolongement ventral.

— Par la suite, Miles (1965 : 241 ; 1973, fig. 15), puis Moy-Thomas & Miles (1971 : 69) ont, à plusieurs reprises, discuté de ce petit élément qui n'a été observé que sur le spécimen décrit par Dean dont on ne possède plus qu'un moulage. Cet élément a d'abord été interprété comme un interhyal (Miles, 1965 ; Moy-Thomas & Miles, 1971), puis comme un symplectique (Miles, 1973) ou, tout simplement, comme un élément accessoire hyoïdien (Miles, 1973).

— Plus récemment, Jarvik (1977 : 207) le considère plutôt comme l'homologue de l'élément qui, chez les embryons de Chondrichthyens (Holmgren, 1940 ; 1943), a pour origine un rayon de l'épimandibulaire (cf. p. 47). Bjerring (1977 : 161, fig. 27) approuve cette homologie et le nomme « hamulocarré ».

Chez *Acanthodes lundi* du Mississipien d'Amérique du Nord, Zidek (1980 : 63) a observé une lacune entre l'extrémité distale de l'hyomandibulaire et l'articulation mandibulaire ; aussi, pense-t-il qu'un élément accessoire devait exister dans cette région.

Un détail, observé mais non interprété par Miles (1968 : 11, fig. 4), m'incite à voir dans cet élément un symplectique (fig. 14). Chez *A. bronni*, cet auteur a décrit sur la face postérieure du palatocarré une gouttière (g.Pq.Sy) qui fait suite vers le bas à celle où se loge l'hyomandibulaire et qui s'étend jusqu'au niveau de l'articulation de la mandibule. Cette gouttière est comparable à la dépression — fossette ou sillon

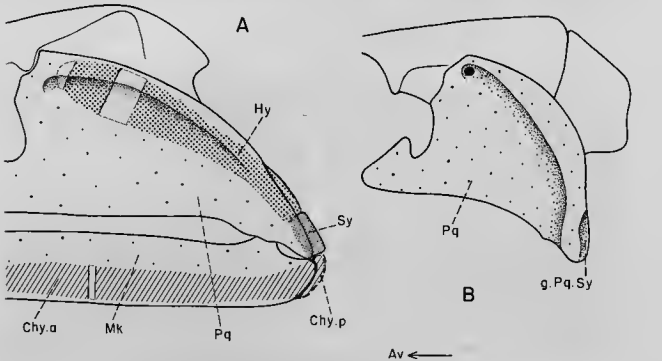


Fig. 14. — *Acanthodes bronni*
A) Reconstitution de la région postérieure des arcs hyoïdien et mandibulaire en vue latérale (modifié d'après Miles, 1973, fig. 15) ; B) Palatocarré en vue postéro-latérale d'après Miles, 1968, fig. 4 B).

Source : MNHN, Paris

— dans laquelle s'articule le symplectique chez les « Chondrostéens » (fig. 3 B, 7 B) et les Rhipidistiens (fig. 13 A).

Le symplectique étant de même diamètre que l'hyomandibulaire, il devait s'articuler sur la totalité de l'extrémité distale de cet élément, comme celui des Actinoptérygiens très primitifs (fig. 7) et des Rhipidistiens (fig. 13 B). Une lacune importante s'observant entre l'élément accessoire et l'ossification postérieure du cératohyal sur la reconstitution d'*A. bronni* (Miles, 1973, fig. 15), on peut supposer, avec Watson (1937), que le cératohyal restait cartilagineux postéro-dorsalement.

L'existence du symplectique chez les Acanthodiens confirme, comme Miles (1968) l'a montré en se fondant sur l'hyomandibulaire, que l'hypothèse de Watson (1937) sur l'aphétohyoïdie de ces poissons ne peut être retenue.

Osteichthyens

Cladistiens (= Brachioptérygiens)

Chez le Polyptère actuel (fig. 15 ; Allis, 1922 : 236), un élément cartilagineux est intercalé entre l'hyomandibulaire (= hyosymplectique du présent travail) et le cératohyal (= néocératohyal du présent travail). Cet élément n'ayant aucun rapport avec l'arc mandibulaire, presque tous les auteurs s'accordent pour l'interpréter comme un interhyal (Edgeworth, 1926 ; Moy-Thomas, 1933 ; Daget, 1950 ; Bertmar, 1959 ; Daget *et al.*, 1964 ; Gardiner, 1973 ; Lauder, 1980 b).

L'origine embryologique de cet élément étant encore inconnue, on pourrait l'interpréter comme un symplectique dont les liaisons avec l'arc mandibulaire ont été perdues secondairement. Mais cette hypothèse est peu vraisemblable car l'élément accessoire est déjà présent dans les premiers stades embryonnaires (Moy-Thomas, 1933, fig. 5-6), alors que le symplectique des Actinoptérygiens commence son développement dans le même cartilage que l'hyomandibulaire pour ne s'en séparer que dans des stades plus tardifs (cf. p. 37). De plus, sa forme longue et étroite dans l'embryon de 7,9 mm (Daget *et al.*, 1964 : 28) rappelle celle de l'interhyal des Actinoptérygiens et non celle, plus massive, du symplectique.

En conséquence, j'admets comme les précédents auteurs que l'élément accessoire du Polyptère est un interhyal homologue de celui des Actinoptérygiens.

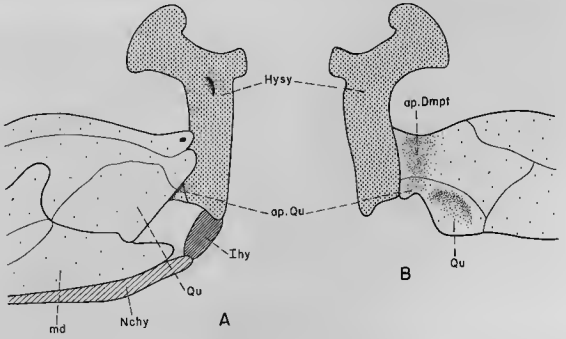


Fig. 15. — *Polypterus bichir*

Reconstitution de la région postérieure des arcs hyoïdien et mandibulaire (modifiée d'après Allis, 1922, fig. 29-30, 47-48). A) Vue latérale ; B) Vue mésiale.

Source : MNHN, Paris

Plusieurs auteurs ont cherché la trace du symplectique chez le Polyptère :

1) pour HOLMGREN (1943 : 96), le symplectique apparaît, au stade embryonnaire de 37 mm, à l'extrémité distale de l'hyomandibulaire, sous la forme d'une petite apophyse antérieure qui disparaît ensuite ;

2) pour ALLIS (1922 : 242), le symplectique est représenté chez l'adulte par la courte apophyse du carré (ap.Qu) sur laquelle se fixe le bord antérieur de l'extrémité distale de l'hyomandibulaire (= hyosymplectique de la fig. 15) ;

3) pour EDGEWORTH (1926 : 182), MOY-THOMAS (1933 : 216), DE BEER (1937 : 80) et BERTMAR (1959 : 332), le symplectique ne s'individualise plus de l'épihyal, celui-ci correspondant alors à un « hyosymplectique ».

L'hypothèse d'HOLMGREN doit, à mon avis, être rejetée car, si le Polyptère présente des affinités certaines avec les Actinoptérygiens, c'est avec les plus primitifs (ROSEN *et al*, 1981 ; PATTERSON, 1982 ; cf. p. 00). Or, chez les «Chondrostéens », le symplectique se constitue à partir de la totalité de l'extrémité distale de l'épihyal (cf. p. 37) et non, comme chez les Néoptérygiens, seulement à partir de sa région antérieure (cf. p. 25).

La deuxième hypothèse est peu plausible car le dermomêtaptérygoïde présente postérieurement une structure comparable (ap. Dmpt) à l'apophyse du carré.

Si comme je l'admets ultérieurement (cf. p. 57), le symplectique est apparu chez l'ancêtre des Téléostomes, c'est la dernière hypothèse qui paraîtrait la plus vraisemblable bien qu'aucune étude embryologique ne vienne l'appuyer pour le moment.

Actinistiens

Chez *Latimeria chalumnae* (fig. 16), les éléments de l'arc byoïdien n'ont pas la même disposition que chez les autres Téléostomes ; aussi diverses interprétations ont-elles été proposées (tabl. 4) :

— selon MILLOT & ANTHONY (1958 : 52), l'élément dorsal quadrangulaire percé par le canal byomandibulaire représente l'byomandibulaire qui, pour ces auteurs, est homologue du pharyngohyal. L'élément en forme de baguette qui lui fait suite vers le bas est alors un épihyal. Dans la région moyenne, un symplectique relie l'extrémité antéro-distale de l'épihyal à la mandibule ; une protubérance de l'extrémité postérieure du cératohyal — nommée « interhyal » — est connectée à l'épihyal ;

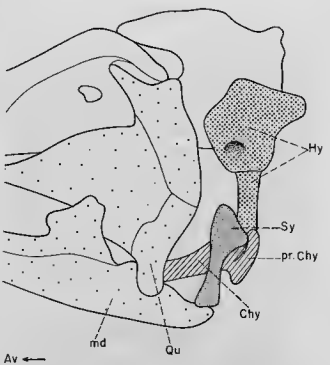


FIG. 16. — *Latimeria chalumnae*
Reconstitution de la région postérieure des arcs hyoïdien et mandibulaire en vue latérale (modifié d'après MILLOT, ANTHONY & ROBINEAU, 1978, fig. 1).

— selon BERTMAR (1959 : 318, 332) et JOLLIE (1962, fig. 4-34), l'hyomandibulaire du Coelacanthe est constitué, dorsalement, par l'élément quadrangulaire et, ventralement, par l'élément en baguette. Ces auteurs voient, comme MILLOT & ANTHONY, un symplectique dans la pièce reliant l'hyomandibulaire à la mandibule ;

— selon ALEXANDER (1973, fig. 1), JARVIK (1980 a, fig. 219), ROSEN *et al.* (1981), PATTERSON (1982, fig. 1), l'élément nommé « épihyal » par MILLOT et ANTHONY est un interhyal.

Chez *Nesides schmidti* du Dévonien supérieur d'Allemagne, on retrouve, comme chez *Latimeria*, l'élément dorsal quadrangulaire et l'élément en baguette ; BJERRING (1977, fig. 4) et JARVIK (1980 a, fig. 218) les interprètent comme l'hyomandibulaire et l'interhyal.

Source : MNHN, Paris

Chez *Whiteia woodwardi* de l'Eotrias de Madagascar (LEHMAN, 1952), chez *Diplocercides* sp. du Frasnien d'Iran (JANVIER 1974, fig. 6) et chez *Rhabdoderma elegans* du Carbonifère d'Angleterre (FOREY, 1981), s'observe à l'arrière du processus rétroarticulaire de la mandibule, une concavité où devait s'articuler le symplectique.

Chez *Coelacanthus granulatus* du Permien d'Allemagne, SCHAUMBERG (1978, fig. 6) a mis en évidence un symplectique de même forme que celui de *Latimeria*.

Ainsi que l'a figuré JARVIK (1980 a, fig. 218), l'arc hyoïdien des Coelacanthes fossiles est très proche de celui de *Latimeria* ; mais l'interprétation des éléments constituant cet arc doit être discutée.

Symplectique. — Tous les auteurs voient un symplectique dans l'élément qui s'articule sur le processus rétroarticulaire de la mandibule. C'est aussi mon avis, car, chez les Rhipidistiens (cf. p. 42) et les « Chondrostéens » (cf. p. 36), cet élément s'articule également sur la mandibule.

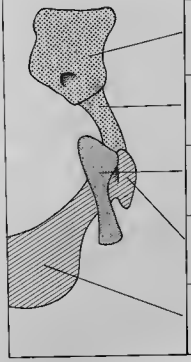
Cette opinion est confirmée ci-après lors de la discussion concernant l'hyomandibulaire.

Absence d'un interhyal. — La thèse de MILLOT & ANTHONY sur la présence d'un interhyal semble peu vraisemblable, car il est difficile de considérer comme un interhyal une structure qui n'est pas individualisée. A mon avis, cette protubérance correspond au processus postéro-dorsal du cératohyal (pr.Chy) des Rhipidistiens (cf. p. 43 ; fig. 11 A, 13).

La thèse d'ALEXANDER, JARVIK, ROSEN *et al.*, PATTERSON, apparaît tout aussi improbable : l'interhyal ne peut se trouver entre l'hyomandibulaire et le symplectique alors que, chez les « Chondrostéens », il est, à l'inverse, placé entre le symplectique et le néocératohyal. De plus, le symplectique doit être en contact avec l'hyomandibulaire en raison de leur origine commune. L'élément que ces auteurs nomment « interhyal »

TABLEAU 4. — *Latimeria chalumnae*

Interprétation des éléments de l'arc hyoïdien par différents auteurs.



MILLOT ET ANTHONY (1958)	BERTMAR (1959) JOLLIE (1962)	ALEXANDER (1973) JARVIK (1980) ROSEN et al. (1981) PATTERSON (1982)	PRESENT TRAVAIL
Hyomandibulaire = Pharyngohyal	Hyomandibulaire	Hyomandibulaire	Hyomandibulaire
Epihyal		Interhyal	
Symplectique	Symplectique	Symplectique	Symplectique
Interhyal	Cératohyal	Cératohyal	Processus postéro-dorsal du Cératohyal
Cératohyal			Corps du Cératohyal

Source : MNHN, Paris

doit plutôt représenter la partie ventrale de l'hyomandibulaire (cf. ci-dessous).

Hyomandibulaire. — D'après MILLOT & ANTHONY, l'hyomandibulaire est un pharyngohyal auquel succède un épihyal. Or, les travaux de HOLMGREN & STENSIÖ (1936), puis de JARVIK (1954) ont montré que l'hyomandibulaire n'est pas homologue du pharyngohyal, mais correspond à l'épihyal (= hyomandibulaire + symplectique du présent travail).

L'interprétation la plus vraisemblable est celle formulée par BERTMAR : l'hyomandibulaire est constitué dorsalement par l'élément quadrangulaire et ventralement par l'élément en baguette.

Ainsi défini, l'hyomandibulaire se rapproche par sa forme et son extension ventrale de celui des Rhipidistiens et des Actinoptérygiens. L'élément qui le relie ventralement à la mandibule est donc bien un symplectique comme je l'ai admis au début de la discussion.

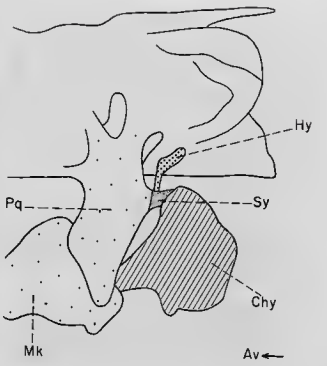


FIG. 17. — *Neoceratodus* : larve de 27 mm
Région postérieure des arcs hyoïdien et mandibulaire en vue latérale (modifié d'après Fox, 1965, fig. 7).

Dipneustes

Dipneustes actuels

Chez certains individus adultes de *Neoceratodus*, RIDEWOOD (1894, fig. 3) a observé, à l'extrémité distale de l'hyomandibulaire, un élément cartilagineux en relation avec le palatocarré ; il y voit un « symplectique ».

Chez la larve de *Neoceratodus*, plusieurs auteurs ont observé dans la même région un élément (= symplectique de la figure 17) dont l'interprétation et l'origine embryologique sont sujettes à discussion :

— pour BERTMAR (1959 : 333), il s'agit d'un « interhyal » qui se constitue, comme celui des Actinoptérygiens (cf. p. 37), à partir d'un composant mésial provenant de l'arc hyoïdien et d'un composant latéral provenant d'un rayon hyoïdien ;

— pour FOX (1963 : 807 ; 1965), il s'agit également d'un « interhyal », mais qui provient d'un rayon de l'arc mandibulaire. Cet élément est en relation avec l'hyomandibulaire, le palatocarré et le cératohyal (fig. 17) ;

— pour BJERRING (1977 : 161, fig. 29), il s'agit plutôt d'un « hamulocarré », puisque, d'après FOX, il se constitue à partir d'un rayon de l'arc mandibulaire comme celui des Chondrichthyens (cf. p. 47).

On doit d'abord réfuter l'interprétation de FOX car, d'après ses propres travaux, l'élément en question ne peut correspondre à un interhyal ni anatomiquement, ni embryologiquement ; comme il unit l'hyomandibulaire au palatocarré et au cératohyal, on peut y voir un symplectique et, s'il a pour origine un rayon de l'arc mandibulaire, on doit y avoir un hamulocarré. Quant aux observations de BERTMAR et de FOX sur l'origine embryologique de cet élément, elles sont si contradictoires qu'il est difficile d'opter pour l'une ou l'autre thèse.

Aussi, attendant une étude embryologique plus précise, je ne tiendrai compte que des relations anatomiques de cet élément. Lorsque, chez le *Neoceratodus* adulte, celui-ci est présent, il est en relation avec l'hyomandibulaire et le palatocarré ; chez la larve (fig. 17), il est de plus associé avec le cératohyal. On peut donc y voir un symplectique.

Dipneustes fossiles

Chez *Griphognathus whitei* du Dévonien supérieur d'Australie dont l'arc hyoïdien est bien conservé, MILES (1977) a observé :

Source : MNHN, Paris

— au voisinage de l'extrémité postéro-dorsale du cératohyal d'un spécimen, un petit os en coussinet (*ibid.* : 264, fig. 135) ;

— à l'extrémité distale de l'hyomandibulaire, une surface articulaire dépourvue d'os lamellaire périchondral (*ibid.* : 263, fig. 134) ;

— à l'extrémité postéro-dorsale du cératohyal (fig. 18 B), un court processus dont le sommet ne présente pas d'os lamellaire (*ibid.* : 265, fig. 51, 136) ;

— sur la région postéro-ventrale du carré, une protubérance étendue (pb.Qu ; fig. 18 B ; = « hyosuspensori eminence » selon MILES) dépourvue d'os périchondral (*ibid.* : 106, fig. 33).

Pour cet auteur (*ibid.* : 284), le petit coussinet osseux présent occasionnellement chez *G. whitei* est un élément accessoire hyoïdien comparable à celui que RIDEWOOD (1894) a observé chez certains *Neoceratodus* adultes, et qui devait s'articuler sur le processus postéro-dorsal du cératohyal. Sur les exemplaires où ce petit élément n'a pas été mis en évidence, MILES estime qu'il devrait être cartilagineux.

Toujours par comparaison avec *Neoceratodus*, cet auteur considère que la protubérance postérieure du carré (pb.Qu) devait jouer un double rôle (fig. 18 B) :

— insertion d'un ligament hyosuspenseur (lg.hsp) la reliant au cératohyal ;

— articulation de l'hyomandibulaire.

Si on compare la région moyenne de l'arc hyoïdien de *Griphognathus* avec celle des Rhipidistiens (fig. 13 B), on peut proposer une reconstitution (fig. 19) différente de celle de MILES (fig. 18 B). En accord avec cet auteur, j'interprète le petit coussinet osseux comme un élément accessoire hyoïdien qui s'articule sur le processus postéro-dorsal du cératohyal (l'élément accessoire ne figure pas sur la reconstitution de MILES). Par contre, je pense que la surface articulaire de l'extrémité distale de l'hyomandibulaire s'articule sur cet élément accessoire et non pas sur la protubérance postérieure du carré. Sur cette dernière s'articule l'élément accessoire qui, de ce fait peut être interprété comme un symplectique. Cette reconstitution est plus compatible avec la disposition des zones articulaires.

Chez les Dipneustes fossiles, le symplectique était-il en liaison avec la mandibule ? Cela semble peu probable pour plusieurs raisons :

— aucune surface articulaire sur l'extrémité postérieure de la mandibule n'a été signalée ;

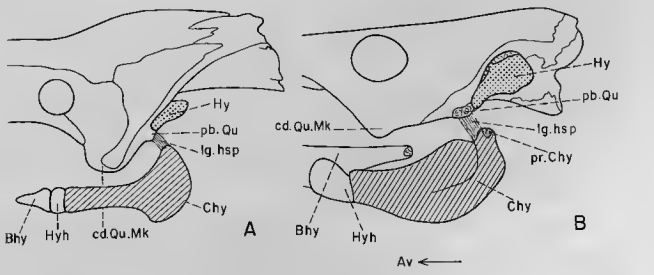


FIG. 18. — L'arc hyoïdien et ses relations avec le crâne en vue latérale.

A) *Neoceratodus forsteri* (d'après RIDEWOOD, 1894, fig. 2) ; B) *Griphognathus whitei* (reconstitution d'après MILES, 1977, fig. 51).

Source : MNHN, Paris

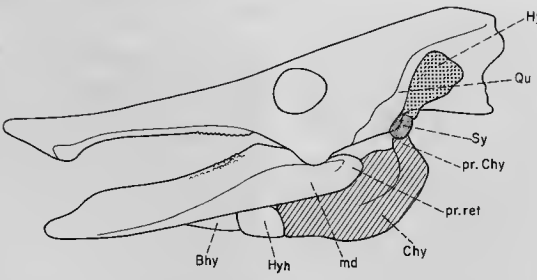


FIG. 19. — *Griphognathus whitei*
Nouvelle reconstitution de l'arc hyoïdien et de ses relations avec le crâne, fondée sur le travail de MILES (1977, fig. 51, 112).

— chez la larve de *Neoceratodus* (fig. 17), le symplectique n'est pas lié au cartilage de Meckel ;
— chez les Dipneustes fossiles à museau allongé, notamment *Griphognathus whitei* (fig. 19), la protubérance du carré sur laquelle s'articule le symplectique est très éloignée des condyles mandibulaires ; de ce fait, le symplectique est trop court pour venir au contact de la mandibule, bien que celle-ci présente un processus rétroarticulaire (pr.ret) très étendu vers l'arrière.

En résumé, chez les Dipneustes fossiles, un symplectique rarement ossifié devait s'articuler sur :

— l'extrémité distale de l'hyomandibulaire ;
— la protubérance postérieure du carré ;
— le processus postéro-dorsal du cératohyal.

Tétrapodes

Certaines larves d'Urodèles présentent au voisinage de la columelle (= hyomandibulaire), du cératohyal et d'une protubérance postérieure du palatocarré — généralement appelée « processus hyoïdien » —, une structure qui peut correspondre à un élément accessoire.

— Sur la larve de 34 mm d'*Hynobius keyserlingii* (fig. 20 C), de la famille des Hynobidae, les plus primitifs des Amphibiens actuels, SCHMALHAUSEN (1968) a observé que l'extrémité distale de la columelle (= hyomandibulaire) présente une légère constriction qui délimite l'ébauche d'un petit élément en liaison avec le bord postérieur du palatocarré. Cet auteur y voit le processus hyoïdien ; mais JARVIK (1972, fig. 87) l'interprète comme le symplectique.

— Sur la larve de 8,1 mm de *Rhyacotriton olympicus* (fig. 20 A), SRINIVASACHAR (1962 : 287, fig. 12-13) a observé un élément (= symplectique de la fig. 20 A) entre le cératohyal et le processus hyoïdien du palatocarré. Pour cet auteur, il s'agit d'un interhyal.

L'interprétation de SCHMALHAUSEN est peu plausible car le processus hyoïdien est déjà présent sur le palatocarré de la larve de 27 mm d'*Hynobius keyserlingii* (fig. 20 B) alors que l'élément en question n'est pas encore ébauché. De plus, étant donné que, dans la larve de 34 mm (fig. 20 C), cet élément se forme aux dépens de l'extrémité distale de l'épihyal, il correspond embryologiquement au symplectique,

Source : MNHN, Paris

comme le pense JARVIK. A mon avis, le processus hyoïdien doit être masqué, à ce stade, par l'ébauche du symplectique.

L'interprétation de SRINIVASACHAR est réfutée par le fait que l'élément en question ne peut correspondre anatomiquement à un interhyal ; puisqu'il unit le cératohyal au palatocarrè, on peut éventuellement y avoir un symplectique.

Cette région hyoïdienne des larves d'Urodèles peut être alors comparée avec celle des Dipneustes fossiles (fig. 18-19). En effet dans ces deux groupes :

— le symplectique est en liaison avec une protubérance (pb.Qu) postérieure du palatocarrè appelée chez les Urodèles « processus hyoïdien » (pr.hy) ; il ne s'articule pas sur la mandibule ;

— l'hyomandibulaire est incliné de l'arrière et le haut vers l'avant et le bas.

Notons que, chez le Stègocéphale *Benthosuchus sunshkini* de l'Eotrias de la Russie d'Europe, BYSTROV & EFREMOV (1940 : 28) ont décrit une protubérance (nommée par ces auteurs : « tuberculum supratrochleare ») située sur le bord postérieur du palatocarré, au-dessus du condyle mandibulaire. SCHMALHAUSEN (1968 : 195, 201) y voit l'homologue du processus hyoïdien des Urodèles ; cette interprétation est vraisemblable.

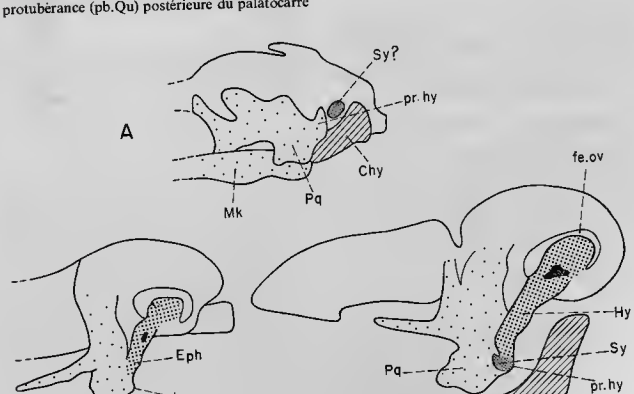


FIG. 20. — Urodèles

L'arc hyoïdien et ses relations avec le crâne en vue latérale.

A) Larve de 8,1 mm de *Rhyacotriton olympicus* (modifié d'après SRINIVASACHAR, 1962, fig. 11) ; B) Larve de 27 mm d'*Hynobius keyserlingii* (modifié d'après SCHMALHAUSEN, 1968, fig. 112) ; C) Larve de 34 mm d' *Hynobius keyserlingii* (reconstitution d'après SCHMALHAUSEN, 1968, fig. 113 ; ROSEN *et al.*, 1981, fig. 53).

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS

Il apparaît clairement que ni les Placodermes, ni les Chondrichthyens ne possèdent d'éléments accessoires. Certains Chondrichthyens présentent, entre l'arc mandibulaire et l'épihyal, un élément provenant d'un rayon de l'épimandibulaire baptisé « hamulocarré » par BJERRING (1977).

Chez les Acanthodiens, le symplectique était sans doute présent ; il devait s'articuler sur le carré, sur la totalité de l'extrémité distale de l'hyomandibulaire et sur le cératohyal, lequel était cartilagineux à son extrémité postéro-dorsale.

Chez les Cladistiens, un seul élément accessoire est individualisé : l'interhyal.

Chez les Actinistiens, le symplectique relie la mandibule à l'hyomandibulaire qui est constitué de deux éléments.

Chez les Dipneustes dévoniens, le symplectique — rarement ossifié — relie l'hyomandibulaire au carré et au cératohyal. Cet élément est actuellement présent dans les larves de *Neoceratodus*, mais ne persiste qu'occasionnellement chez l'adulte.

Chez les larves de certains Urodèles s'observe, au voisinage de la columelle (= hyomandibulaire), du palatocarré et du cératohyal, un élément qui peut être interprété comme le symplectique.

Source : MNHN, Paris

ESSAI DE PHYLOGÉNIE

En se fondant principalement sur l'analyse cladistique des caractères relatifs au symplectique et à l'interhyal, on peut tenter de confirmer ou d'infirmer certains points des hypothèses phylétiques les plus récentes.

RELATIONS PHYLÉTIQUES DES PRINCIPAUX GROUPES DE TÉLÉOSTOMES

(fig. 21-22, tabl. 5)

Monophylie des téléostomes

Le symplectique est présent (car.1 ; tabl. 5) chez les Acanthodiens, la plupart des Actinoptérygiens, les Rhipidistiens, les Actinistiens, les Dipneustes et certaines larves de Tétrapodes, tandis que l'interhyal (car.21) ne s'observe que chez les Actinoptérygiens. On peut donc penser que, chez les Téléostomes, seul le symplectique existait primitivement à l'extrémité distale de l'hyomandibulaire. On rejoint ainsi l'hypothèse de Schaeffer (1968) et Jollie (1971) formulée à propos des Ostéichthyens, hypothèse qui s'oppose à celle de Gardiner (1973, Patterson (1973), Bjerring (1977), Rosen *et al.* (1981), lesquels admettent qu'il s'agit plutôt de l'interhyal.

Les Placodermes et les Chondrichthyens ne présentent aucun élément accessoire (cf. p. 47), les Téléostomes sont donc caractérisés par une importante apomorphie : *l'apparition du symplectique* (car.1). Cette spécialisation vient s'ajouter à celles déjà mises en évidence par Miles (1965, 1973), Gardiner (1973) et Pearson (1982) ; elle confirme que les Téléostomes sont bien un groupe monophylétique.

Lors de son apparition, le symplectique devait présenter les caractères qu'on trouve le plus fréquemment chez les Téléostomes (fig. 22 ; table 5) :

— faible allongement (2) et aplatissement mésio-latéral (3) ;

— articulation sur la totalité de l'extrémité distale de l'hyomandibulaire (4) dans une faible dépression (5) ;

— articulation avec le palatocarré (6) par son bord antérieur presque rectiligne qui se loge dans une dépression peu profonde du palatocarré (7) ;

— liaison avec le cératohyal (8).

Dichotomie I : les Acanthodiens, groupe-frère des Ostéichthyens

Ayant des affinités à la fois avec les Chondrichthyens et les Ostéichthyens, les Acanthodiens ont été considérés tantôt comme le groupe-frère des Ostéichthyens (Miles, 1965, 1973 ; Gardiner, 1973 ; Schaeffer, 1975 ; Pearson, 1982), tantôt comme le groupe-frère des Chondrichthyens (Nelson, 1968, 1969 ; Jarvik, 1977), tantôt comme le groupe-frère de l'ensemble Chondrichthyens + Ostéichthyens (Forey, 1980 ; Rosen *et al.* 1981).

La présence du symplectique chez les Acanthodiens et les Ostéichthyens plaide plutôt en faveur de l'hypothèse énoncée par Miles.

Source : MNHN, Paris

Monophylie des Ostéichthyens

Dans le morphotype ancestral des Ostéichthyens sont vraisemblablement apparues plusieurs apomorphies en rapport avec le symplectique :

— Apparition d'une liaison symplectique-mandibule au niveau du cartilage ou de l'os de Meckel (9). Cette connexion existe (fig. 22 ; tabl. 5) chez les Actinoptérygiens, les Rhipidistiens et les Actinistiens. On peut donc supposer qu'il s'agit là d'un caractère primitivement présent chez les Ostéichthyens. Comme, dans l'état actuel de nos connaissances, cette liaison ne semble pas exister chez les Acanthodiens, il faut admettre que c'est là une apomorphie des Ostéichthyens. Chez les Actinoptérygiens les plus primitifs (fig. 8), les Rhipidistiens (fig. 13) et les Actinistiens (fig. 16), le symplectique s'articule sur l'extrémité postéro-dorsale du cartilage ou de l'os de Meckel par une surface articulaire généralement peu développée (10). On peut en déduire que cette disposition était celle du morphotype ancestral des Ostéichthyens.

— Différenciation d'un processus postéro-dorsal du cératohyal sur lequel s'articule le symplectique (11). Un tel processus est présent (tabl. 5) chez les Rhipidistiens (fig. 11 A, 13 B) et les Dipneustes (fig. 19). A mon avis, on peut voir dans la protubérance postérieure du cératohyal des Actinistiens (fig. 16) l'homologue de ce processus (cf. p. 51). Chez les Actinoptérygiens, on trouve à son emplacement un interhyal (21) qui semble provenir, au moins partiellement, de

Tableau 5. — Répartition des principaux caractères relatifs aux éléments accessoires chez les Téléostomes (cf. liste des caractères p. 21).

	Morphotype ancestral des TELEOSTOMI	ACANTHODII	Morphotype ancestral des OSTEICHTHYES	ACTINOPTERYGII (état primitif)	RHIPIDISTII	ACTINISTII	DIPNOI	TETRAPODA primitifs (larves)
Existence du symplectique	1	1	1	1	1	1	1	1
Longueur du symplectique	2	2	2	2	2	15	2	2
Epaisseur du symplectique	3	3	3	3	3	?	3	—
Emplacement de la liaison Sy-Hy	4	4	4	4	4	?	4	4
Caractères de la liaison Sy-Hy	5	5	5	5	5	?	—	—
Existence de la liaison Sy-Pq ou Sy-Qu	6	6	6	6	6	14	6	6
Caractères de la liaison Sy-Pq ou Sy-Qu	7	7	7	24	7	?	20	20
Existence d'une liaison Sy-md	0?	0?	9	9	9	9	19	19
Caractères de la liaison Sy-md		?	10	10	10	10	?	?
Existence d'un processus postéro-dorsal du cératohyal ou d'un interhyal	0?	0?	11	21	11	11	11	—

? caractères non analysés en raison soit de leur complexité (Actinistiens), soit de l'absence de l'élément ou de la liaison concernés

— caractères peu nets ou pas connus

Source : MNHN, Paris

sa fragmentation (cf. p. 37). Aussi, en attendant de mieux connaître l'articulation symplectique-cératohyal des Acanthodiens, j'admets comme hypothèse de travail que le processus postéro-dorsal du cératohyal est une acquisition des premiers Ostéichthyens.

— *Apparition d'une liaison symplectique-sousopercule* (12). — Cette liaison existe chez les Rhipidistiens (cf. p. 42) et les Actinoptérygiens primitifs (cf. p. 36). Étant donné que, chez l'ancêtre des Acanthodiens et des Ostéichthyens, une série operculaire constituée de plaques dermiques étendues n'était pas encore en place, on peut supposer que la liaison symplectique-sous-opercule est également une spécialisation des Ostéichthyens.

Dichotomies II et III

Les relations phylétiques des Actinoptérygiens et des Rhipidistiens au sein des Ostéichthyens ne peuvent être abordées à partir de l'analyse des caractères de l'arc hyoïdien moyen. En effet, les Rhipidistiens ne possèdent que les caractères initialement présents dans le morphotype ancestral des Ostéichthyens (tabl. 5). De plus, les Actinoptérygiens possèdent la plupart des caractères primitifs des Ostéichthyens et deux apomorphies (21 et 24) sans signification pour l'interprétation des parentés du groupe.

De l'avis général (Gardner, 1973 ; Forey, 1980 ; Rosen *et al.*, 1981 ; Pearson, 1982), les Actinoptérygiens sont les premiers Ostéichthyens

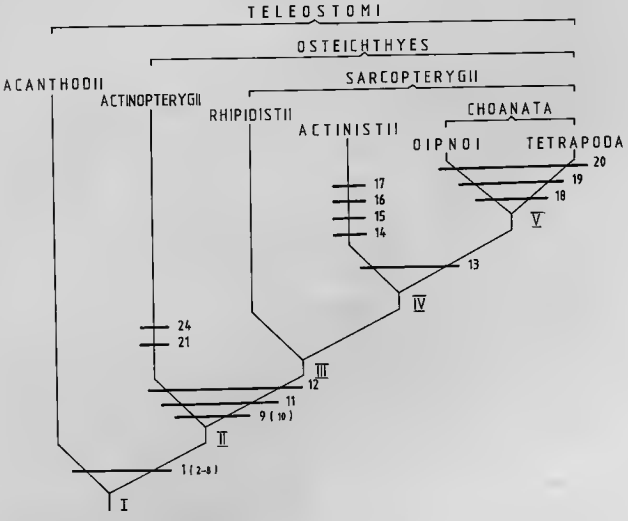


Fig. 21. — Cladogramme des Téléostomes (cf. liste des caractères dérivés p. 21).

Source : MNHN, Paris

à s'être détachés de l'axe principal de cette lignée ; aussi est-ce cette hypothèse qui est retenue ici.

Les Ostéolépiformes et les Porolépiformes ne constituent pas un groupement naturel selon l'opinion la plus récente, défendue notamment par Rosen *et al.* (1981). Cependant, comme ces auteurs n'ont pas résolu le problème des affinités des Porolépiformes au sein des Sarcoptérygiens, je considère, dans un but de simplification, les Rhipidistiens comme monophylétiques. Ils peuvent être placés avant la dichotomie IV puisqu'ils ne présentent pas un hyomandibulaire redressé (13), caractère que j'interprète comme une synapomorphie de l'ensemble Actinistiens + Choanates (cf. ci-dessous).

Dichotomie IV : les Actinistiens, groupe-frère des Choanates

L'arc hyoïdien des Actinistiens (fig. 22) présente un caractère dérivé : *le redressement de l'hyomandibulaire* (13). Ce caractère a dû apparaître dans le morphotype ancestral de l'ensemble Actinistiens + Choanates. On peut en effet y voir une étape intermédiaire entre l'état primitif de l'hyomandibulaire des Téléostomes — incliné de l'avant et le haut vers l'arrière et le bas — et son état dérivé dans le morphotype ancestral de l'ensemble Dipneustes + Tétrapodes dont l'hyomandibulaire est incliné de l'arrière et le haut vers l'avant et le bas (18).

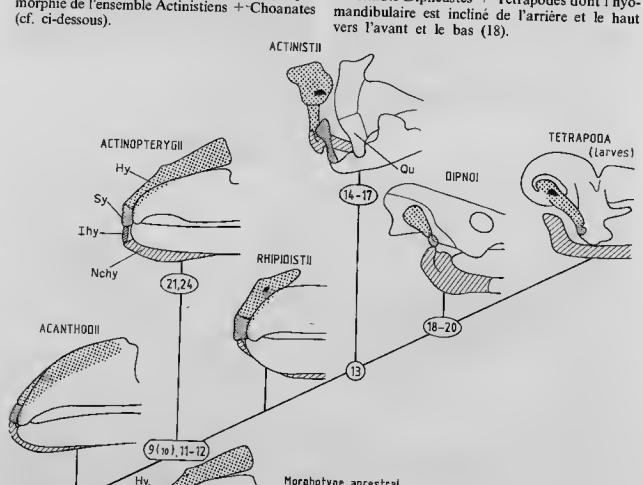


Fig. 22. — Les principales étapes évolutives des éléments accessoires et de l'hyomandibulaire chez les Téléostomes (cf. liste des caractères p. 21).

Source : MNHN, Paris

Les Actinistiens ne présentant pas les spécialisations 18, 19 et 20 qui caractérisent le morphotype ancestral de la dichotomie suivante, la synapomorphie 13 vient corroborer l'hypothèse de Forey (1980) et de Rosen *et al.* (1981) selon laquelle les Actinistiens sont le groupe-frère des Choanates

D'autre part, l'arc hyoïdien des Actinistiens montre plusieurs apomorphies :

— perte de la liaison symplectique-carré (14) ;

— accroissement de la taille du symplectique qui est aussi long que le carré (15) ;

— division de l'hyomandibulaire en deux éléments (16) ;

— changement de position du cératohyal qui s'articule sur l'extrémité distale de l'hyomandibulaire (17).

— Inclinaison de l'hyomandibulaire de l'arrière et le haut vers l'avant et le bas (18). Ce caractère est présent (fig. 22) chez les Dipneustes (fig. 19) et les larves d'Amphibiens (fig. 20), alors que, primitivement, chez les Téléostomes, l'hyomandibulaire était inclinè de l'avant et le haut vers l'arrière et le bas. Rosen *et al.* ont déjà signalé cette resemblance ; on peut y voir une synapomorphie.

— Perte de la liaison symplectique-mandibule (19). Primitivement, chez les Ostéichthyens (fig. 22 ; tabl. 5), le symplectique s'articulait avec la mandibule tandis que, chez les Dipneustes et les larves d'Amphibiens, cette liaison n'a pas été observée.

— Apparition d'une protubérance postérieure du carré en rapport avec le symplectique (20). Cette protubérance est présente (tabl. 5) chez les Dipneustes (fig. 18 ; pb.Qu), chez certaines larves d'Amphibiens (fig. 20 ; = processus hyoïdien) et peut-être chez le Stégocéphale *Benthosuchus sushkini* (Bystrov & Efremov, 1940 ; cf. p. 55). Par contre, le symplectique s'articule dans une dépression du palatocarré chez les Acanthodiens (fig. 14 B), les Actinoptérygiens (fig. 3 B, 7 B) et les Rhipidistiens (fig. 13 A).

Dichotomie V : les Dipneustes, groupe-frère des Tétrapodes

L'hypothèse proposée par Rosen *et al.* (1981) selon laquelle les Dipneustes sont le groupe-frère des Tétrapodes peut être corroborée par plusieurs synapomorphies de la région hyoïdienne :

RELATIONS PHYLÉTIQUES DES PRINCIPAUX GROUPES D'ACTINOPTÉRYGIENS

(fig. 32-33 ; tabl. 6)

Monophylie des Actinoptérygiens

Rosen *et al.* (1981) puis Patterson (1982) ont admis l'hypothèse sur la monophylie des Actinoptérygiens. Une importante synapomorphie d'un des éléments accessoires vient ici la confirmer : *l'apparition de l'interhyal* (21). Cet élément est en effet présent (fig. 33 ; tabl. 6) chez tous les Actinoptérygiens, alors qu'il est absent chez les autres Téléostomes.

Lors de son apparition, l'interhyal était situé entre le symplectique et le nèocératohyal (22) puisqu'il est, sans doute issu essentiellement de la fragmentation du processus postéro-dorsal du cératohyal des premiers Ostéichthyens (cf. p. 59 ; Jollie 1980) et que cette disposition se retrouve chez les « Chondrostéens » fossiles et actuels (fig. 33). De plus, on peut supposer qu'il devait avoir primitivement la forme d'une baguette très aplatie mésio-latéralement (23), comme chez *Cheirolepis* (cf. p. 34) ; en effet, cet aplatissement représente l'état du cératohyal dont il dérive ; on peut également remarquer que le symplectique était lui aussi primitivement très mince (car.3 ; tabl. 5-6).

En raison de l'hypothèse sur la paraphylie des « Chondrostéens » qui sera adoptée plus loin, on doit admettre qu'une autre apomorphie, bien qu'absente chez les Néoptérygiens, existait dans le

Source : MNHN, Paris

morphotype ancestral des Actinoptérygiens : *l'apparition sur le symplectique d'un processus antérieur s'articulant dans un sillon vertical qui sépare l'arrière des deux condyles quadrato-mandibulaires du palatocarré* (24). Ce caractère existe chez les « Paléoptérygiens » (fig. 7) et, sans doute, chez les Cheirolepididae (cf. p. 33 ; fig. 8 ; tabl. 6). Chez les Ptycholépiformes, le processus antérieur du symplectique s'observe également ; mais il s'articule dans une profonde fossette de la face postéro-mésiale du palatocarré (35'). Primitivement, chez les Téléostomes (cf. p. 57 ; tabl. 5), le bord antérieur du symplectique était au contraire rectiligne et s'articulait dans une légère dépression du palatocarré (7).

Dichotomie II A : les Cheirolepididae, groupe-frère de l'ensemble Cladistiens + Actinoptériens

Les relations de parenté des Cheirolepididae avec les autres Actinoptérygiens ont été discutées par Patterson (1982). Selon lui, les Cheirolepididae ont divergé avant la dichotomie entre Cladistiens et Actinoptériens. C'est cette hypothèse qui est adoptée ici en raison de la présence chez *Cheirolepis* d'un interhyal encore aplati mésio-latéralement (23) comme il devait l'être lors de son apparition. Ce caractère est en effet plésiomorphe par rapport à la forme cylindrique que devait avoir l'interhyal du morphotype ancestral de l'ensemble Cladistiens + Actinoptériens (cf. ci-dessous).

Dichotomie II B : les Cladistiens, groupe-frère des Actinoptériens

Les Cladistiens (= Brachioptérygiens) sont le groupe de poissons actuels dont la position phylétique a été la plus controversée depuis un siècle [cf. Daget (1950) et Patterson (1982) pour l'historique]. La présence de l'interhyal étant interprétée ici comme une synapomorphie des Actinoptérygiens, l'existence de cet élément chez les Cladistiens confirme leur parenté avec les Actinoptérygiens comme l'ont admis Daget (1950), Gardiner (1967, 1973), Moy-Thomas & Miles (1971), Shaeffer (1973), Wiley (1979), Lauder (1980 b), Rosen *et al.* (1981), Patterson (1982).

Étudiant leurs affinités au sein des Actinoptérygiens, Patterson les considère comme le groupe-frère des Actinoptériens. Cette thèse se trouve confirmée par une nouvelle synapomorphie : *l'épaississement de l'interhyal qui est devenu cylindrique* (25). Cette spécialisation est présente chez le Polyptère (Allis, 1922 : 236) et les Actinoptériens (tabl. 6) alors que, primitivement, cet élément devait être en forme de mince baguette (23) comme chez *Cheirolepis* (cf. p. 61).

Les Cladistiens ne possédant pas de symplectique à la différence des autres Téléostomes, on peut se demander ce qu'est devenu cet élément. Plusieurs auteurs ont cherché sa trace chez le Polyptère (cf. p. 50) ; l'hypothèse la plus vraisemblable a été formulée par Edgeworth (1926), Moy-Thomas (1933), De Beer (1937) et Bertmar (1959), selon lesquels le symplectique ne s'individualiserait plus de l'épihyal. Il faut alors considérer la perte du symplectique en tant qu'élément indépendant (26) comme une apomorphie des Cladistiens.

Monophylie des Actinoptériens

Les données anatomiques concernant les éléments accessoires de la majorité des « Chondrostéens » fossiles étant encore très incomplètes, l'étude de leur parenté ne peut être abordée. Pour la commodité de l'exposé, j'utiliserai le terme « Paléoptérygien » (cf. p. 19) pour regrouper les « Chondrostéens » fossiles et actuels, mis à part les Cheirolepididae et les Ptycholépiformes, bien qu'aucun caractère apomorphe ne prouve la monophylie de ce groupe.

Les « Paléoptérygiens » partagent avec l'ensemble Ptycholépiformes + Néoptérygiens une synapomorphie : *l'épaississement du symplectique qui est devenu cylindrique ou globuleux* (27). Primitivement, chez les Actinoptérygiens (tabl. 6), cet élément devait être mince (3) comme chez *Cheirolepis*.

Cette synapomorphie s'ajoute à celles proposées par Patterson (1982). Elle confirme ainsi que les Actinoptériens constituent un groupe monophylétique.

Par ailleurs, deux autres spécialisations, communes aux « Paléoptérygiens » (fig. 7, 9) et aux Ptycholépiformes (fig. 3-6), ne se rencontrent pas chez les Néoptérygiens (fig. 25-27) :

Source : MNHN, Paris

— présence sur le symplectique d'un condyle dorsal s'articulant dans une profonde cavité de l'extrémité distale de l'hyomandibulaire (28) ;

— surface articulaire symplectique-mandibule s'étendant non seulement sur l'extrémité postéro-dorsale de l'os de Meckel, mais également sur sa face mésiale (29).

Puisque ces deux caractères sont absents chez les Néoptérygiens, on pourrait en déduire qu'ils représentent des synapomorphies en faveur de la monophylie de l'ensemble « Paléoptérygiens » + Ptycholépiformes. Mais un plus grand nombre de synapomorphies (13, 32-34) permet de considérer plutôt les Ptycholépiformes comme le groupe-frère des Néoptérygiens (cf. p. 64 ; fig. 32). On doit donc admettre que les caractères 28 et 29 du symplectique ou bien sont apparus dans le morphotype ancestral des Actinoptérygiens et ont disparu chez l'ancêtre des Néoptérygiens, ou bien sont apparus indépendamment chez les « Paléoptérygiens » et chez les Ptycholépiformes. Dans l'état actuel de nos connaissances, on ne peut opter pour l'une ou l'autre de ces possibilités.

Dichotomie II Cx : les Polyodontidae, groupe-frère des Acipenseridae

La monophylie des Chondrostéens actuels (= Acipenséri formes) a été démontrée par Jollie (1980) ; les principales spécialisations en ont été discutées par Patterson (1982).

Deux synapomorphies du symplectique permettent de confirmer que les Polyodontidae sont bien le groupe-frère des Acipenseridae :

— *Allongement antéro-postérieur du symplectique* (30). Jollie et Patterson ont déjà évoqué l'hypertrophie du symplectique (vu comme un interhyal par Patterson). Cet élément est en effet démesurément développé chez les Acipenseridae — *Acipenser* et *Huso* (fig. 23 B-C ; Tatarko, 1936) — de même que chez les Polyodontidae — *Polyodon* et *Psephurus* (fig. 2 A, 23 A ; Tatarko, 1937). Mais comme cet élément est également de grande taille chez d'autres Téléostomes, notamment les Actinistiens (fig. 16, 22), ce qui caractérise mieux le symplectique des Acipenséri formes, c'est plutôt son allongement antéro-postérieur (fig. 33).

— *Migration du symplectique sur le bord antérieur de la région ventrale de l'hyomandibulaire* (31). Ce caractère est présent chez tous les Acipenséri formes (fig. 2 A, 23 A-B) alors que, chez les « Paléoptérygiens » fossiles et primitivement chez les Actinoptérygiens (fig. 33 ; tabl. 6), le symplectique s'articulait sur la totalité de l'extrémité distale de l'hyomandibulaire (4). Il faut noter que la position du symplectique par rapport à l'hyomandibulaire est à peu près similaire d'une part chez les Acipenséri formes,

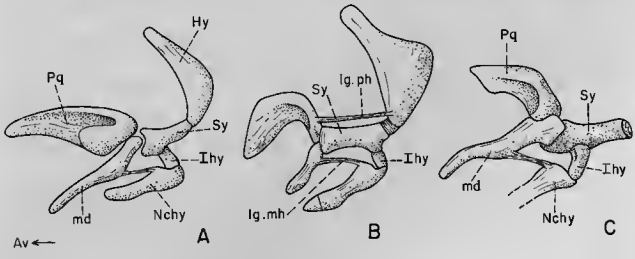


Fig. 23. — Chondrostéens actuels

L'arc hyoïdien et ses relations avec l'arc mandibulaire en vue latérale (modifié d'après Tatarko, 1936, fig. 5-6 ; 1937, fig. 7).

A) *Psephurus* ; B) *Acipenser* ; C) *Huso*.

Source : MNHN, Paris

d'autres part dans l'ensemble Ptycholépiformes + Néoptérygiens (fig. 33). On peut cependant envisager que ce caractère est apparu indépendamment dans ces deux groupes. En effet, chez les Acipenséri formes, le déplacement du symplectique vers l'avant de l'hyomandibulaire est la conséquence de l'éloignement du palatocarré et de l'hyomandibulaire, alors que, chez les Ptycholépiformes et les Néoptérygiens, il est dû à l'élargissement de la partie ventrale de l'hyomandibulaire qui reste accolée au palatocarré.

Dichotomie II D : les Ptycholépiformes, groupe-frère des Néoptérygiens

Le symplectique des Ptycholépiformes (fig. 4-6) présente un caractère qu'on retrouve chez les Néoptérygiens (fig. 24-27, 31) : *la liaison symplectique-hyomandibulaire occupe la région antérieure de l'extrémité distale de l'hyomandibulaire qui s'est élargie* (32). Par contre, primitivement chez les Actinoptérygiens (fig. 33), le symplectique s'articulait sur la totalité de l'étroite extrémité distale de l'hyomandibulaire (4).

Ce caractère peut être interprété comme une synapomorphie, ce qui implique que les Ptycholépiformes sont le groupe-frère des Néoptérygiens.

Cette hypothèse se confirme si l'on considère le palatocarré et l'hyomandibulaire qui présentent d'autres synapomorphies :

— *Coalescence des condyles mandibulaires du palatocarré* (33). Primitivement chez les Actinoptérygiens, en particulier *« Pygopterus » degeeri* (obs. pers. ; fig. 10 A), *« Pteronisculus » gyrolepidoides* (obs.pers.), *Pteronisculus magna* (Nielsen, 1942 : fig. 34), *Kansasiella* (Poplin, 1974 : 130), le palatocarré porte deux petits condyles, bien isolés, séparés postérieurement et ventralement par un sillon ; de plus, le condyle interne se situe plus antérieurement que l'externe. Au contraire, les Ptycholépiformes (fig. 10 B) et les Néoptérygiens (fig. 25 C ; Patterson, 1973 ; Bartram, 1977 : 148) présentent un unique condyle bien développé, provenant de la fusion des deux condyles primitifs.

— *Grand développement du processus operculaire de l'hyomandibulaire* (34). Ce caractère est présent (fig. 33) chez les Boreosomidae (fig. 4 A ; pl. II A, III B) et les Ptycholepidae (pl. IV B ; Wenz, 1967 : fig. 23), de même que chez les Néoptérygiens (fig. 24-27), alors que, chez les Cheirolepididae (Pearson & Westoll, 1979) et les « Paléoptérygiens », le processus operculaire était faiblement développé (fig. 9 B ; pl. VI C).

— *Redressement de l'hyomandibulaire* (13). L'hyomandibulaire était incliné de l'avant et le haut vers l'arrière et le bas chez l'ancêtre des Actinoptérygiens comme chez les Cheirolepididae et la plupart des « Paléoptérygiens » (pl. V A, VI C-E). Par contre, les Ptycholépiformes (pl. I C, IV B) montrent un redressement presque complet qui s'achèvera chez les Néoptérygiens (fig. 33). Selon les hypothèses phylétiques adoptées dans ce travail, l'hyomandibulaire s'est également redressé au moins dans deux autres lignées de Téléostomes : 1) chez l'ancêtre des Actinistiens et des Choanates (cf. p. 60 ; fig. 22) ; 2) chez les Cladistiens (fig. 33).

D'autres synapomorphies, notamment de l'endosquelette, de la ceinture pectorale et des os dermiques, peuvent confirmer que les Ptycholépiformes sont le groupe-frère des Néoptérygiens ; elles seront exposées ultérieurement dans un travail sur l'anatomie des Ptycholépiformes.

Dichotomie II Da : les Boreosomidae, groupe-frère des Ptycholepidae

Aldinger (1937), Brough (1939) et Wenz (1967) ont admis la parenté des Boreosomidae et des Ptycholepidae.

Deux synapomorphies confirment cette hypothèse :

— *La forme en sablier du symplectique* (35). Chez *Boreosomus* (fig. 3-4 ; pl. I C, II A), *Acrorhabdus* (fig. 5) et *Ptycholepis* (fig. 6) la face latérale du symplectique est traversée antéro-postérieurement par une profonde et large gouttière pour l'artère mandibulaire afférente, qui lui donne sa forme caractéristique. Chez les autres Actinoptérygiens (fig. 7, 9), cette gouttière, bien moins marquée, traverse le symplectique en diagonale.

— *Le processus antérieur du symplectique s'articule dans une profonde fossette de la face*

Source : MNHN, Paris

postéro-mésiale du palatocarré (35'). Au contraire chez les Cheirolepididae et les « Paléoptérygiens » (fig. 7 ; cf. p. 62), il s'articule dans un sillon vertical qui sépare l'arrière des deux condyles quadrato-mandibulaires du palatocarré (24). Chez les Néoptérygiens (cf. ci-dessous), le processus antérieur ayant disparu, le bord antérieur du symplectique se loge dans une gouttière de la face postéro-mésiale du carré (38).

Monophylie des Néoptérygiens

L'hypothèse sur la monophylie des Néoptérygiens proposée par Patterson (1973) et Wiley (1976) est soutenue par deux importantes synapomorphies des éléments accessoires :

— *Perte de la liaison interhyal-symplectique : l'interhyal s'articule sur la région postérieure de l'extrémité distale de l'hyomandibulaire* (36). Cette disposition existe chez les Ginglymodi, les Parasemionotidae et les Halécostomes (fig. 33 ; tabl. 6), tandis que, chez les « Chondrostéens », l'interhyal était relié au symplectique (22).

— *Modification de la liaison symplectique-hyomandibulaire : un joint de tissu sans doute fibreux remplace l'articulation* (37). Ce type de liaison se rencontre chez les Ginglymodi (fig. 24 ; jt.fb) et les autres Néoptérygiens (Allis, 1897, pl. 20) ; il s'oppose à celui des « Chondrostéens » fossiles dont le symplectique s'articule directement sur l'hyomandibulaire. On doit noter que mes recherches bibliographiques ne m'ont pas permis de connaître la structure de ce tissu. Cependant, il est probable que comme les pièces de l'hyoïde des Mammifères (Barone, 1968), ces éléments sont réunis par un tissu fibreux. Ce type de liaison peut être qualifié selon Barone de « syndesmose » qui rentre dans la catégorie des jointures dites immobiles (= synarthroses).

Ayant précédemment (cf. p. 62) admis la présence de la spécialisation 24 dans le morphotype ancestral des Actinoptérygiens il faut envisager maintenant la disparition de ce caractère puisque le symplectique ne présente pas de processus antérieur (38) chez les Néoptérygiens (fig. 25, 33). Cependant, je ne l'interprète pas comme une apomorphie néoptérygienne. On ne peut savoir en effet si les Ginglymodi — considérés ci-après comme les premiers Néoptérygiens à s'être individualisés — possédaient primitivement ce caractère car leur arc hyoïdien est actuellement très spécialisé (fig. 24).

Dichotomie II E : les Ginglymodi, groupe-frère de l'ensemble Parasemionotidae + Halécostomes

Le problème des relations phylétiques des Ginglymodi au sein des Néoptérygiens est délicat. En raison de l'extrême étirement du museau, ce groupe actuel présente un ensemble de caractères très spécialisés (fig. 24) dont il est difficile de retrouver l'état primitif.

Deux apomorphies ont été énoncées par Wiley (1976) :

— grand allongement du symplectisque qui prend une forme en L (39) ;

— perte de la liaison directe symplectique-carré, ces éléments étant alors reliés par l'intermédiaire du quadratojugal qui s'est allongé (40).

Patterson (1973) puis Wiley (1976) ont largement discuté de la position phylétique des Ginglymodi. L'un et l'autre les considèrent comme le groupe-frère des Halécostomes (*sensu* Patterson) car les Ginglymodi ne possèdent pas plusieurs spécialisations qui caractérisent cet ensemble. Les synapomorphies des Halécostomes sur lesquelles ces auteurs se fondent sont nombreuses ; je ne citerai que les principales : la présence d'un interopercule (41), d'un maxillaire mobile (42), d'un supramaxillaire (43), d'un seul extrascapulaire de chaque côté du toit crânien (44), d'un myodome postérieur développé (46), d'une fosse post-temporale étendue (47), d'une excroissance membraneuse de l'intercalaire (48), d'un processus unciné sur les épibranchiaux (49).

Olsen (1984) place les Ginglymodi dans une toute autre position phylétique. Il les rapproche des Téléostéens en se fondant sur la perte de la liaison symplectique-mandibule, caractère que ne possèdent ni les Parasemionotidae, ni les Halécomorphes (*sensu* Olsen ; Véran, présent travail). J'ai en effet déjà signalé (Véran, 1981) que ce caractère est une spécialisation de certains « Holostéens » et des Téléostéens, il est considéré ici comme une synapomorphie (car. 19) de l'ensemble Macrosemiidae + Semionotidae + Téléostéens.

Source : MNHN, Paris

A mon avis, on ne peut rapprocher les Ginglymodi des Téléostéens sur la base de ce seul caractère. En effet, si on l'interprétait comme une synapomorphie de l'ensemble Ginglymodi + Téléostéens, il faudrait alors admettre que les neuf caractères (41 à 49) qu'ont en commun les Parasemionotidae, les Halécomorphes et les Téléostéens, soit seraient apparus indépendamment dans chacun de ces groupes, soit auraient disparu chez les Ginglymodi, ce qui paraît peu vraisemblable. On doit donc envisager plutôt que la perte de la liaison symplectique-mandibule (19) s'est produite indépendamment chez les Ginglymodi et au niveau de la dichotomie II H. J'ajouterai en faveur de cette hypothèse que, chez les Ginglymodi, la perte de la liaison symplectique-mandibule est due au très grand éloignement entre l'hyomandibulaire et la région mandibulaire, ce qui est également lié aux spécialisations 39 et 40.

Pour appuyer son hypothèse, Olsen annonce un prochain travail, en collaboration avec McCune, où seront discutés les caractères sur lesquels se fondent Patterson (1973) et Wiley (1976). En attendant de connaître les nouveaux arguments d'Olsen, je considère, comme Patterson et Wiley, que les Ginglymodi sont les plus primitifs des Néoptérygiens.

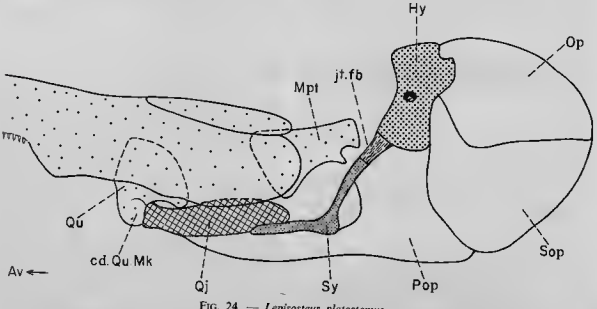


Fig. 24. — *Lepisosteus platostomus*

L'hyomandibulaire et les relations du symplectique avec le carré par l'intermédiaire du quadratojugal en vue mésiale (modifié d'après Mayhew, 1924, fig. 6, 9 ; Patterson, 1973, fig. 6).

Dichotomie II F : les Parasemionotidae, groupe-frère des Halécostomes

La liaison entre le symplectique et la mandibule n'étant jusqu'à présent connue avec certitude que chez *Amia* (cf. Allis, 1897), *Neorhombolepis* (cf. Woodward, 1918 : 88), *Furo* et *Caturus* (cf. Patterson, 1973 : fig. 20), Patterson (1973 : 287) a pensé que ce caractère était une synapomorphie des Halécomorphes. L'ayant mis en évidence chez un Parasemionotidae éotriasique du Groenland (fig. 25), il a supposé que, en raison de cette seule spécialisation, cette famille pouvait être rattachée aux Halécomorphes.

En réalité, la liaison symplectique-mandibule est un caractère plésiomorphe puisqu'on la trouve déjà dans le morphotype ancestral des Ostéichthyens (cf. p. 58). Les Parasemionotidae ne peuvent donc pas être considérés comme des Halécomorphes car ils ne présentent pas trois des spécialisations des Halécostomes reconnues par Patterson : un myodome postérieur développé (46), une fosse post-temporale étendue (47), une excroissance membraneuse de l'intercalaire (48). Ils ne possèdent également pas un symplectique dont

Source : MNHN, Paris

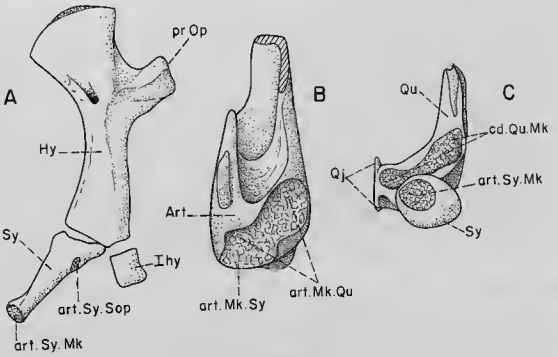


FIG. 25. — Parasémionotidé indéterminé

Les relations entre le symplectique, l'os de Meckel et le carré (d'après PATTERSON, 1973, fig. 23).

A) Hyomandibulaire, symplectique et interhyal gauches en vue latérale ; B) Région articulaire de l'os de Meckel gauche en vue dorsale ; C) Carré et symplectique droits en vue ventrale.

la liaison avec le sousopercule a été perdue (45) ; caractère interprété (cf. p. 69) comme une synapomorphie des Halécostomes.

Par ailleurs, les Parasemionotidae partagent avec les Halécostomes plusieurs spécialisations reconnues par PATTERSON (1973) et WILEY (1976) : un interopercule (41), un maxillaire mobile (42), un supramaxillaire (43), un seul extrascapulaire de chaque côté du toit crânien (44). Sur la base de ces quatre synapomorphies, je propose de considérer les Parasemionotidae comme le groupe-frère des Halécostomes.

En se fondant sur le fait que la liaison symplectique-mandibule est un caractère primitif — ce que j'ai déjà démontré en 1981 —, OESEN (1984) arrive à la même conclusion que celle qui est proposée ici : les Parasemionotidae ne peuvent pas être considérés comme des Halécomorphes. Mais il les place dans une position phylétique différente. Il les considère comme les plus primitifs des Néoptérygiens en raison de l'absence de deux spécialisations — un préopercule réduit dorsalement et une clavicule réduite — qui caractérisent, selon lui, les autres Néoptérygiens. Les Parasemionotidae possèdent en effet un préopercule large dans sa partie dorsale et une clavicule bien développée comme chez les « Chondrostéens » fossiles.

Cette hypothèse phylétique est en désaccord avec celle de PATTERSON (1973) et WILEY (1976) défendue ici (cf. ci-dessus), selon laquelle ce sont les Ginglymodi qui peuvent être considérés comme les plus primitifs des Néoptérygiens. En effet, ils ne possèdent pas les caractères (41 à 44) qui rapprochent les Parasemionotidae des Halécostomes.

DICHOTOMIE II G :
LES HALÉCOMORPHES, GROUPE-FRÈRE DE L'ENSEMBLE MACROSEMIIDAE + SEMIONOTIDAE + TÉLÉOSTÉENS

Les Parasemionotidae étant placés ici dans une position phylétique différente que celle proposée par PATTERSON (1973), certaines spécialisations

Source : MNHN, Paris

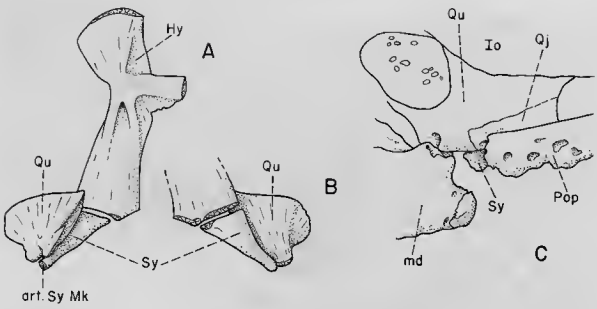


FIG. 26. — *Furo*

A-B) *Furo* sp., le symplectique gauche et ses relations avec l'hyomandibulaire, le carré et la mandibule (d'après PATTERSON, 1973, fig. 20) : A) Face latérale ; B) Face mésiale.

C) *Furo longiserratus*, région de l'articulation de la mandibule du côté gauche en vue latérale (d'après BARTRAM, 1977, fig. 47).

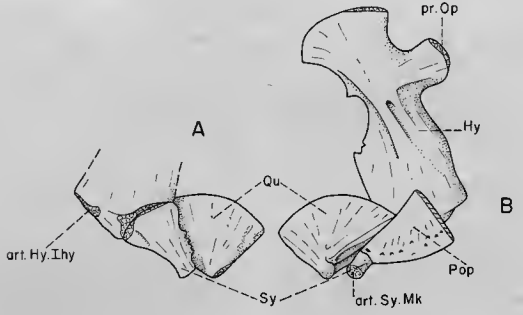


FIG. 27. — *Caturus porteri*

Le symplectique gauche et ses relations avec l'hyomandibulaire, le carré et le préopercule (d'après PATTERSON, 1973, fig. 20).

A) Face mésiale ; B) Face latérale.

Source : MNHN, Paris

(41-44) considérées par cet auteur et par WILEY (1976) comme synapomorphies des Halécostomes doivent être reportées (cf. ci-dessus) à la dichotomie antérieure 11 F.

PATTERSON a proposé une synapomorphie des Halécostomes qui, à mon avis, ne doit pas être retenue : la perte du quadratojugal en tant qu'élément distinct. En effet, cet auteur s'est fondé sur le fait que le quadratojugal est absent (57) chez *Amia*, qu'il est réduit à une petite plaque osseuse (56) confondue avec le carré chez *Furo* sp. et *Caturus*, qu'il est soudé au carré (55) chez les Téléostéens (fig. 28). En réalité, on peut plutôt considérer que le quadratojugal était encore individualisé et bien développé dans le morphotype ancestral des Halécostomes, comme il l'était chez les Actinoptérygiens primitifs (fig. 28 A), les Ginglymodi (fig. 28 B) et certains Parasemionotidae (fig. 28 C). En effet, chez l'Halécomorphe *Furo longiserratus* (fig. 26 C, 28 D), BARTRAM (1977 : 22) a mis en évidence un quadratojugal formant une plaque allongée qui n'est pas fusionnée avec le carré. De plus, chez certains Macrosemiidae — *Propterus elongatus* (fig. 28 E, 29 ; BARTRAM 1977 : 172, 189) — ainsi que chez les Semionotidae — *Dapedium* et *Lepidotes* sp. (fig. 28 F, 30 A ; PATTERSON, 1973 : 292) — le quadratojugal n'est pas soudé au carré ; or on verra (cf. p. 70-71) que ces deux familles se sont sans doute individualisées après les Halécomorphes. Il faut cependant remarquer que, chez d'autres Macrosemiidae — *Macrosemius* (BARTRAM, 1977 : 148, fig. 7) — et d'autres Semionotidae — *Lepidotes lennieri* (WENZ, 1967 : 91) —, le quadratojugal est soudé au carré (55). Aussi, en admettant que le quadratojugal ait été indépendant chez l'ancêtre des Halécostomes, il faut envisager que la soudure du quadratojugal et du carré s'est produite parallèlement dans différentes lignées d'Halécostomes.

L'hypothèse sur la monophylie des Halécostomes soutenue par PATTERSON (1973) et WILEY (1976, 1979) peut être corroborée par une synapomorphie du symplectique : *la perte de la liaison symplectique-sousopercule* (45). Cette liaison, primitivement présente chez les Ostéichthyens (cf.

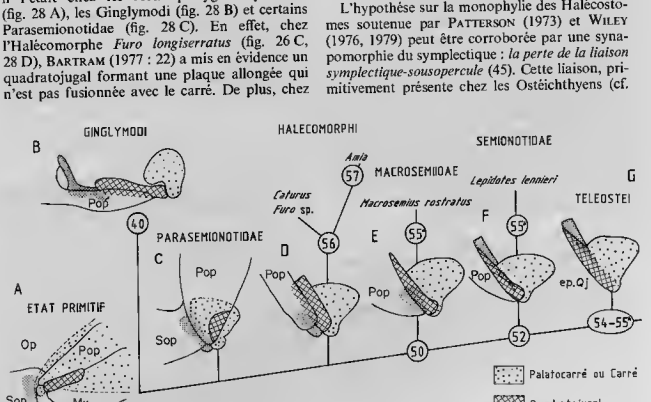


FIG. 28. — Actinoptérygiens

Évolution des rapports du quadratojugal avec le carré et le symplectique (cf. liste des caractères p. 21).

A) *Cheirolepis* (cf. LEHMAN, 1947, fig. 5 ; présent travail) ; B) *Lepisosteus* (cf. fig. 24) ; C) Parasémionotidé (reconstitution d'après STENSIÖ, 1932, fig. 84 ; LEHMAN, 1952, pl. 38 ; OLSEN, 1984) ; D) *Furo longiserratus* (modifié d'après BARTRAM, 1977, fig. 47) ; E) *Propterus elongatus* (modifié d'après BARTRAM, 1977, fig. 25) ; F) *Dapedium* (modifié d'après PATTERSON, 1973, fig. 26 A) ; G) *Scomber* (modifié d'après ALLIS, 1903, fig. 36).

Source : MNHN, Paris

p. 59), est connue chez les Actinoptérygiens primitifs (fig. 7-8) et les Parasemionotidae (fig. 25 ; PATTERSON, 1973) tandis qu'elle a été perdue, notamment chez les Halécomorphes (ALLIS, 1897, fig. 1), les Macrosemiidae (BARTRAM, 1977), les Téléostéens (fig. 31 C) par suite de l'éloignement de la série operculaire.

Les Halécomorphes ne présentant pas les apomorphies relatives au symplectique (19) et au quadratojugal (50) qui caractérisent le morphotype ancestral de la dichotomie suivante II H, on peut penser qu'ils constituent le groupe-frère de l'ensemble Macrosemiidae + Semionotidae + Téléostéens.

DICHOTOMIE II H : LES MACROSEMIIDAE, GROUPE-FRÈRE DE L'ENSEMBLE SEMIONOTIDAE + TÉLÉOSTÉENS

BARTRAM (1977) a tenté de situer les Macrosemiidae dans la classification phylétique des Néoptérygiens proposée par PATTERSON (1973). Il a mis en évidence dans ce groupe plusieurs synapomorphies des Halécostomes ; mais, comme les Macrosemiidae ne présentent pas de supramaxillaire, il les a placés en « *incertae sedis* » dans les Halécostomes avant la dichotomie entre les Halécomorphes et les Actinoptérygiens plus évolués, dichotomie au niveau de laquelle serait apparu le supramaxillaire (43).

Si, comme on vient de l'admettre, les Parasemionotidae sont le groupe-frère des Halécostomes, le supramaxillaire est apparu en réalité dans le morphotype ancestral II F puisqu'il existe chez les Parasemionotidae. Les Macrosemiidae possèdent les autres spécialisations de la dichotomie II F — un interopercule (41), un maxillaire mobile (42) et un seul extrascapulaire de chaque côté du toit crânien (44). Ils présentent également au moins deux synapomorphies des Halécostomes : un symplectique non lié au sousopercule (45) et un processus unciné sur les épibranchiaux (49). Dans ces conditions, selon le principe d'économie d'hypothèses, on doit plutôt envisager que le supramaxillaire a été perdu (51) par les Macrosemiidae.

En admettant que les Macrosemiidae possèdent les autres synapomorphies des Halécostomes —

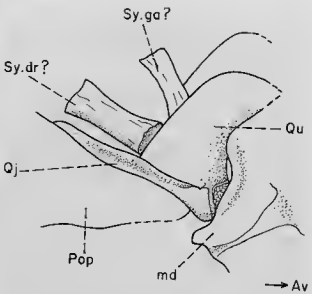


FIG. 29. — *Propterus elongatus*
Région postérieure du carré et de la mandibule en vue latérale (d'après BARTRAM, 1977, fig. 25).

en particulier 46 à 48 — que les fossiles n'ont pas permis de mettre en évidence, on peut maintenant les situer plus précisément. Ils partagent en effet avec les Semionotidae et les Téléostéens deux caractères qui peuvent être interprétés comme des synapomorphies :

— *Perte de la liaison symplectique-mandibule* (19). Les Parasemionotidae (fig. 25) et les Halécomorphes (fig. 26-27) possèdent un symplectique articulé sur le mandibule (9) comme chez les Actinoptérygiens primitifs. Par contre, chez les Macrosemiidae, le symplectique ne semble pas être, selon BARTRAM (1977 : 212), lié à la mandibule ; sur l'os de Meckel ne s'observe qu'une seule fossette articulaire entièrement occupée par le condyle du carré. Quant aux Semionotidae (fig. 30) et aux Téléostéens (fig. 31), ils présentent manifestement la spécialisation 19.

— *Forme en épine du quadratojugal qui s'applique sur la face postéro-ventrale du carré* (50). Lorsque, chez les Parasemionotidae (LEHMAN, 1952 : 168) et les Halécomorphes (fig. 26 C ; BARTRAM, 1977 : 212), le quadratojugal est présent, il a la forme d'une plaque plus ou moins développée qui couvre latéralement une partie du carré (fig. 28 C-D), ce caractère étant hérité des premiers Actinoptérygiens (fig. 28 A). Par contre, chez les Macrosemiidae (BARTMAN, 1977), le quadratojugal a la forme d'une épine dont

Source : MNHN, Paris

l'extrémité distale, généralement plus large, ou bien s'applique sur la face postéro-dorsale du carré — *Propterus elongatus* fig. 28 E, 29) — ou bien y est soudé (55) — *Macrosemius rostratus*. Ce type de quadratojugal suggère fortement celui des Semionotidae, *Dapedium* et *Lepidotes* (fig. 28 F, 30), de même que celui des Téléostéens qui, d'après WILEY (1976 : 22), forme dans la larve d'*Elops saurus* une épine bien différenciée avant de se souder avec le carré.

Les Macrosemiidae, les Semionotidae et les Téléostéens forment donc probablement un groupe monophylétique ; au sein de cet ensemble, les Macrosemiidae peuvent être placés avant la dichotomie des Semionotidae et des Téléostéens car ils ne possèdent pas un symplectique en forme de baguette allongée (52) apparu dans le morphotype ancestral II I (cf. ci-dessous). En effet, chez les Macrosemiidae, BARTRAM (*ibid.* : 173) a sans doute observé chez *Propterus elongatus* (fig. 29) un symplectique à peine quatre fois plus long que large qui évoque le symplectique primitif des Parasemionotidae (fig. 25) et des Halécomorphes (fig. 26-27).

DICHOTOMIE II I : LES SEMIONOTIDAE, GROUPE-FRÈRE DES TÉLÉOSTÉENS

PATTERSON (1973 : 292) a mis en évidence chez les Semionotidae — *Dapedium* et *Lepidotes* — un symplectique en forme de mince baguette, partiellement recouvert par un quadratojugal indépendant qui, en forme d'épine effilée dorsalement, s'applique sur le bord postérieur du carré (fig. 30).

Il a signalé certaines ressemblances entre les Semionotidae et les Téléostéens : forme du quadratojugal et du symplectique, présence d'un vomer médian chez *Lepidotes* et *Dapedium*, présence d'hémichordacentres chez *Tetragonolepis*. Se fondant sur le fait que les Semionotidae ont encore un quadratojugal indépendant, il situe cependant les Semionotidae en « *incertae sedis* » près de l'origine des Halécostomes ; pour lui, la perte du quadratojugal en tant qu'élément distinct serait une synapomorphie des Halécostomes.

Plusieurs arguments permettent maintenant d'envisager que les Semionotidae sont le groupe-frère des Téléostéens :

— le quadratojugal (fig. 28) devait, en réalité, être indépendant dans le morphotype ancestral des Halécostomes, comme nous l'avons vu précédemment (cf. p. 69), et non pas fusionné avec le carré ainsi que le pense Patterson ;

— les Semionotidae présentent les deux synapomorphies relatives au symplectique et au quadratojugal de la dichotomie précédente II H : perte de la liaison symplectique-mandibule (19) et quadratojugal en forme d'épine (50) ;

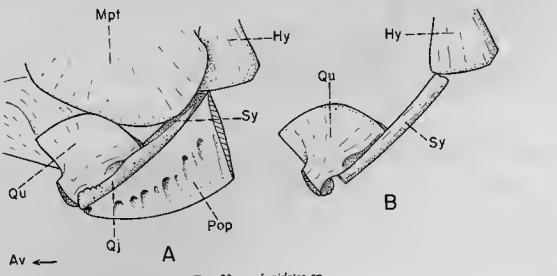


FIG. 30. — *Lepidotes* sp.
Les relations du symplectique et du quadratojugal avec le carré (d'après PATTERSON, 1973, fig. 26).
A) Vue latérale ; B) Vue latérale après enlèvement du quadratojugal et du préopercule.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 6. — Répartition des principaux caractères relatifs aux éléments accessoires chez les Actinoptérygiens considérés (cf. liste des caractères p. 21).

	Morphotype ancestral des ACTINOPTERYGII	CHEIRODLEPIDIDAE	CLADISTIA	"PALAEOPTERYGII" fossiles	"PALAEOPTERYGII" actuels	PTYCHOLEPIFORMI	GINGLYMODI	PARASEMIONOTIDAE	HALECOMORPHI	MACROSEMIIDAE	SEMIONOTIDAE	TELEOSTEI
Existence du symplectique	1	1	26	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Longueur du symplectique	2	2	?	2	30	2	39	2	2	2	52	52
Epaisseur du symplectique	3	3	?	27	27	27	—	27	27	27	27	27
Emplacement de la liaison Sy-Hy	4	4	?	4	31	32	32	32	32	32	32	32
Caractères de liaison Sy-Hy	5	5	?	28	—	28	37	37	37	37	37	37
Existence de la liaison Sy-Pq ou Sy-Qu	6	6	?	6	6	6	40	6	6	6	6	6
Caractères de la liaison Sy-Pq ou Sy-Qu	24	24	?	24	—	35'	—	38	38	—	38	54
Existence de la liaison Sy-md	9	9	?	9	9	9	19	9	9	19	19	19
Caractères de la liaison Sy-md	10	10	?	29	29	29	?	10	10	?	?	?
Existence de l'interhyal	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21	21
Liaisons de l'interhyal	22	22	22	22	22	22	36	36	36	36	36	36
Forme de l'interhyal	23	23	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25

? caractères non analysés du fait de l'absence de la liaison ou de l'élément concernés
— caractères peu nets ou pas connus

— les Semionotidae (fig. 30) possèdent en commun avec les Téléostéens un caractère d'un élément accessoire qui peut être interprété comme une synapomorphie : *l'allongement dorso-ventral du symplectique en une baguette dépassant fréquemment le carré et le quadratojugal* (52). Au contraire, chez les Actinoptérygiens primitifs (fig. 3-9), les Parasemionotidae (fig. 25), les Halécomorphes (fig. 26-27) et les Macrosemiidae (fig. 26), le symplectique est modérément développé (2).

Si on accepte cette hypothèse, on peut alors proposer une autre synapomorphie de l'ensemble Semionotidae + Téléostéens : *la présence d'un vomer médian* (53).

Par contre, l'existence d'hémichordacentres ne semble pas devoir être retenue comme synapomorphie, ce caractère n'ayant pas été observé chez *Tetragonolepis* (cf. WOODWARD, 1895 : 158 ; PATTERSON, 1973 : 294). De plus, il est présent chez des Halécostomes plus primitifs comme les Caturidae (PATTERSON, 1973 : 281).

Source : MNHN, Paris

OLSEN (1984 ; fig. 19) annonce que, dans un prochain travail en collaboration avec MCCUNE, il défendra le diphylétisme des Semionotidae ainsi que la position phylétique qu'il assigne au groupe « *Semionotus elegans* » et à *Dapedium* dans le cladogramme qu'il propose. Mis à part le diphylétisme de ce groupe, ses conclusions rejoignent les miennes.

MONOPHYLIE DES TÉLÉOSTÉENS

La monophylie des Téléostéens (fig. 31) est démontrée par de nombreuses synapomorphies reconnues par PATTERSON (1973). En raison des nouvelles données sur l'évolution du symplectique et du quadratojugal, je propose de modifier légèrement la formulation des spécialisations concernant ces éléments :

— *Symplectique en baguette effilée vers le bas qui s'encastre dans une profonde gouttière entre le carré et l'épine quadratojugale du carré* (54).

— *Fusion du quadratojugal et du carré* (55).

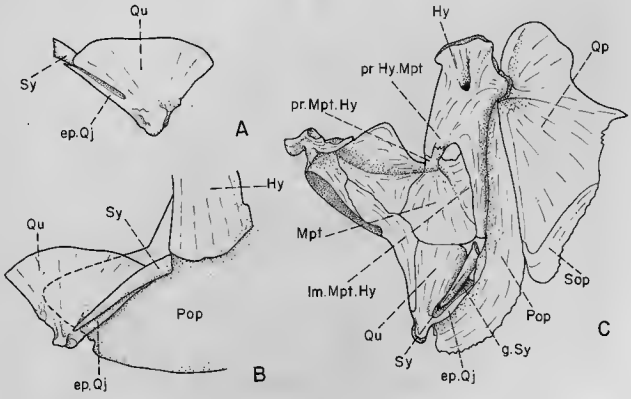


FIG. 31. — A-B) *Pholidophorus germanicus*, les relations entre le symplectique, le quadratojugal et le carré (d'après PATTERSON, 1973, fig. 7) : A) Face latérale ; B) Face mésiale.
C) *Hoplopteryx simus*, les relations du palatocarré avec l'hyomandibulaire et le symplectique en vue mésiale (modifié d'après PATTERSON, 1964, fig. 59).

Source : MNHN, Paris

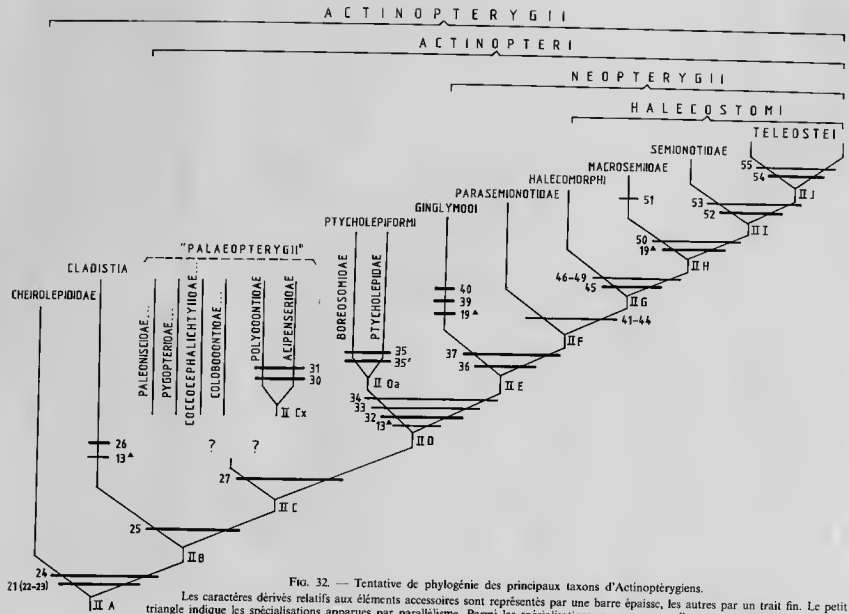


FIG. 32. — Tentative de phylogénie des principaux taxons d'Actinoptérygiens.

Les caractères dérivés relatifs aux éléments accessoires sont représentés par une barre épaisse, les autres par un trait fin. Le petit triangle indique les spécialisations apparues par parallélisme. Parmi les spécialisations reconnues par d'autres auteurs, notamment par PATTERSON (1973) et WILLEY (1976), seules ont été représentées celles dont il est question dans le texte (cf. liste des caractères p. 21).

Source : MNHN, Paris

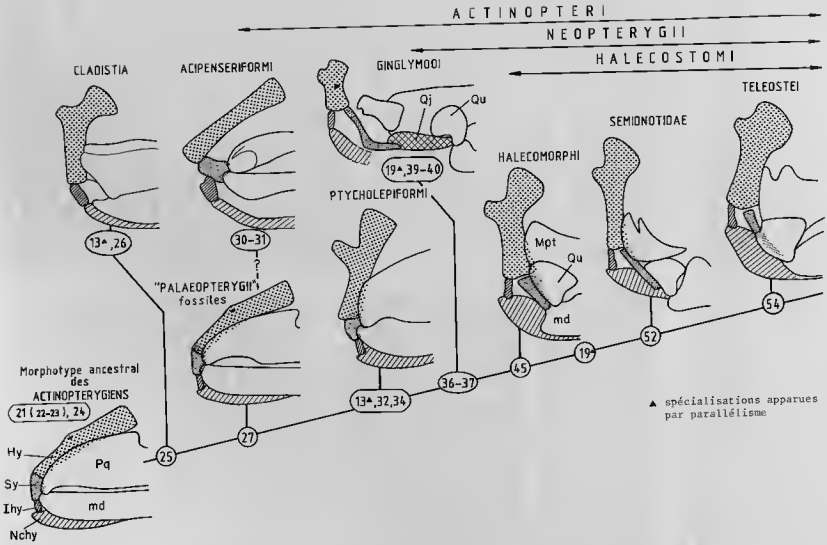


FIG. 33. — Les principales étapes évolutives des éléments accessoires et de l'hyomandibulaire chez les Actinoptérygiens (cf. liste des caractères p. 21).

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS

Les Téléostomes forment un groupement naturel comme MILES (1965) l'a envisagé le premier. Les Acanthodiens partagent en effet avec l'ensemble des Ostéichthyens une synapomorphie essentielle : la présence du symplectique (1).

Plusieurs synapomorphies relatives au symplectique corroborent certains points de la classification des Ostéichthyens proposée par ROSEN *et al.* (1981) :

— les Ostéichthyens sont bien monophylétiques ; ils sont caractérisés principalement par l'apparition de la liaison symplectique-mandibule (9) ;

— les Dipneustes et les Tétrapodes constituent bien des groupes-frères : la perte de la liaison symplectique-mandibule (19) et l'apparition d'une protubérance postérieure du carré sur laquelle s'articule le symplectique (20) justifient cette interprétation.

La phylogénie des différents groupes d'Actinoptérygiens exposée ici correspond dans ses grandes lignes à celle proposée par PATTERSON (1973, 1982). Elle est en accord avec cet auteur sur les points suivants :

1) Les Actinoptérygiens — dont les Cladistiens font partie —, constituent un groupe monophylétique défini par une importante apomorphie : l'apparition de l'interhyal (21).

2) Les Cheirolepidae sont les plus primitifs des Actinoptérygiens ; ils possèdent encore un interhyal apiati mésio-latéralement (23), ce qui correspond à l'état plésiomorphe de cet élément.

3) Les Cladistiens représentent le groupe-frère des Actinoptériens ; l'épaississement de l'interhyal (25) est le caractère apomorphe partagé par ces taxons.

4) Les « Chondrostéens » sont paraphylétiques : les trois groupes considérés — Cheirolepidae, « Paléoptérygiens », Ptycholépiformes — se sont détachés successivement de l'axe principal des Actinoptérygiens.

5) L'hypothèse sur la monophylie des Néoptérygiens est confirmée par deux apomorphies dont la plus importante est la perte de la liaison interhyal-symplectique, l'interhyal s'articulant alors sur la région postérieure de l'extrémité distale de l'hyomandibulaire (36).

6) Les Halécostomes forment un groupe monophylétique défini par la disparition de la liaison symplectique-sousopercule (45).

7) Les Téléostéens constituent un groupe naturel caractérisé par un symplectique en baguette effilée vers le bas qui s'encastre entre le carré et l'épine quadratojugale du carré (54).

En revanche, l'interprétation des relations phylétiques des Parasemionotidae proposée ici diffère de celle de PATTERSON. L'unique spécialisation reconnue par cet auteur comme liant les Parasemionotidae aux Halécomorphes — la présence d'une liaison symplectique-mandibule — est en réalité un caractère plésiomorphe. Les Parasemionotidae sont considérés ici comme le groupe-frère des Halécostomes.

D'autre part, les relations phylétiques de plusieurs autres taxons d'Actinoptérygiens ont pu être précisées :

1) Les Ptycholépiformes doivent représenter le groupe-frère des Néoptérygiens ; ils partagent en effet avec eux plusieurs synapomorphies du squelette viscéral dont une est relative au symplectique : la liaison symplectique-hyomandibulaire occupe la région antérieure de l'extrémité distale de l'hyomandibulaire (32).

2) Les Macrosemiidae, les Semionotidae et les Téléostéens constituent sans doute un groupe monophylétique : la perte de la liaison symplectique-mandibule (19) justifie ce groupement.

3) Les Macrosemiidae ont dû diverger avant la dichotomie entre Semionotidae et Téléostéens : cette interprétation est suggérée par la présence chez les Macrosemiidae d'un symplectique encore trapu (2).

4) L'ensemble Semionotidae + Téléostéens est défini par une synapomorphie : l'allongement du symplectique en une baguette dépassant fréquemment le carré et le quadratojugal (52).

Source : MNHN, Paris

ÉVOLUTION MORPHO-FONCTIONNELLE DES ÉLÉMENTS ACCESSOIRES

L'histoire du symplectique est beaucoup plus complexe que celle de l'interhyal. Le symplectique existe en effet dans presque tous les groupes où son évolution est liée au rôle qu'il joue à la fois dans la suspension des mâchoires et dans les mécanismes de manducation et de respiration. Quant à l'interhyal, il participe seulement à ces mécanismes, et uniquement chez les Actinoptérygiens.

LE RÔLE DU SYMPLECTIQUE DANS LA SUSPENSION DES MÂCHOIRES

A la suite des travaux de HUXLEY (1876) et GREGORY (1904), on classe généralement les différents modes de relations mâchoires-endocrâne en se fondant principalement sur la participation de l'« hyomandibulaire » (= hyomandibulaire des Téléostomes mais épihyal des autres Gnathostomes ; cf. p. 18 ; VÉRAN, sous presse).

Les données qui vont être maintenant développées sur l'importance du symplectique dans la suspension des mâchoires de la plupart des Téléostomes ainsi qu'une meilleure connaissance de la phylogénie de ce groupe permettent de distinguer d'autres modes de relations mâchoires-endocrâne que ceux jusqu'à présent reconnus.

La terminologie proposée tentera de rendre compte des stades évolutifs de la suspension. Les termes choisis exprimeront l'importance relative des différents éléments en jeu. Dans la même optique, j'ai proposé dans un autre travail (VÉRAN, sous presse) une révision des modes de suspension de l'ensemble des Gnathostomes.

ÉTATS PRIMITIFS DES TÉLÉOSTOMES ET DES OSTÉICHTHYENS

(fig. 34-35)

Chez l'ancêtre des Téléostomes, la division de l'épihyal dans sa partie ventrale a donné le symplectique. Cet élément assure désormais la jonction entre l'hyomandibulaire (car. 4-5), le palato-carré (6) et la barre hyoïdienne (8). Sa liaison avec la mandibule (9) est sans doute apparue dans le morphotype ancestral des Ostéichthyens (cf. p. 58).

Le symplectique étant mal connu chez les Acanthodiens, on ne peut tenter de reconstituer en détail son état primitif chez les Téléostomes. En revanche, il est probable que le symplectique des Rhipidistiens (fig. 12-13) présente les caractères primitifs des Ostéichthyens (tabl. 5). Faiblement allongé (2), aplati mésio-latéralement (3), le symplectique est peu robuste. Ses relations avec l'arc mandibualaire devaient être assez lâches puisqu'il s'articule dans une légère dépression du palatocarré (7) et seulement sur l'extrémité postéro-dorsale de l'os de Meckel (10).

L'importance du symplectique dans la suspension des mâchoires réside dans le fait qu'il restait en relation directe avec l'arc mandibulaire durant les mouvements d'expansion latérale de la cavité bucco-pharyngienne (cf. p. 83).

D'autre part, le symplectique joue un rôle indirect dans le soutien de la mandibule puisqu'il est en connection avec la barre hyoïdienne, elle-même reliée à la mâchoire inférieure par le muscle géniohyoïdien (m.ghy ; fig. 35).

Source : MNHN, Paris

Quant au palatocarré, il s'accroche directement à l'endocrâne, en général par trois articulations : ethmopalatine, palatobasale et otique.

Aucun des termes existants ne pouvant s'appliquer de façon satisfaisante à ce mode de suspension auquel participe le symplectique, je propose le terme : « palatosymplecthyostylique ». Ainsi sont évoqués les rôles à peu près équivalents que jouent le palatocarré d'une part, le symplectique et l'hyomandibulaire d'autre part.

Ce mode de suspension se rencontre chez les Acanthodiens (fig. 14) et les Rhipidistiens (fig. 13). Chez les Actinistiens (fig. 16), malgré la perte de l'articulation symplectique-palatocarré (14) on peut considérer que la suspension est toujours palatosymplecthyostylique car, en compensation, la liaison symplectique-mandibule est beaucoup plus forte, la taille du symplectique étant nettement plus importante (15) et l'articulation beaucoup plus développée.

État primitif des Actinoptérygiens (fig. 34, 37)

Chez la plupart des Actinoptérygiens primitifs (fig. 3-7, 9), le symplectique est cylindrique ou globuleux (27) ; il est donc beaucoup plus robuste qu'au stade précédent. D'autre part, de nouveaux dispositifs articulaires le relient plus efficacement à l'arc mandibulaire. Il présente en effet : 1) un processus antérieur qui s'articule entre les deux condyles quadrato-mandibulaires du palatocarré (24) ; 2) une grande extension de sa surface articulaire avec la mandibule (29).

Quant au palatocarré, il a perdu son articulation otique. En conséquence, l'arc mandibulaire est, dans sa partie postérieure, suspendu à l'endocrâne seulement par le suspensorium. Faute d'un terme qualifiant un tel mode de suspension où le symplectique et l'hyomandibulaire jouent un rôle plus important par rapport au palatocarré que dans la suspension palatosymplecthyostylique, je propose le terme « symplecthyostylique ».

On peut considérer que cette suspension s'est mise en place dans le morphotype ancestral des Actinoptérygiens, bien que le symplectique des Cheirolepididae (cf. p. 32 ; tabl. 5 ; fig. 8) ne présente pas encore toutes les spécialisations des « Chondrostéens » typiques. D'autre part, les « Holostéens » présentent toujours ce mode de suspension malgré les modifications du suspensorium (car. 19, 36, 37, 52 ; fig. 33) qui se sont mises progressivement en place à ce stade évolutif et qui aboutiront à la suspension méthyostylique caractéristique des Téléostéens.

Cladistiens

A partir du mode symplecthyostylique des premiers Actinoptérygiens (fig. 34), la suspension des mâchoires des Cladistiens (= Brachioptérygiens) a évolué sensiblement de la même façon que chez les Téléotéens (cf. ci-dessous).

Ce parallélisme semble dû à la même tendance évolutive aboutissant, dans les deux cas, au redressement de l'hyomandibulaire et à la perte de l'articulation palatobasale. Mais l'immobilisation du suspensorium sur le palatocarré et la disparition du symplectique en tant qu'élément indépendant ne se sont pas produites de la même manière. Ainsi, chez les Cladistiens (fig. 15) :

— le symplectique ne se différencie sans doute plus de l'épihyal (le suspensorium peut alors être considéré comme un « hyosymplectique ») tandis que, chez les Téléostéens, il est encastré entre le carré et l'épine quadratojugale du carré ;

— l' « hyosymplectique » est lié au carré et à un os dermique du palatocarré : le dermométaptérygoïde, élément qui forme une importante apophyse (ap. Dmpt) sur laquelle vient se fixer « l'hyosymplectique ». En revanche, chez les Téléostéens, l'hyomandibulaire est généralement fixé au métaptérygoïde.

Depuis Gregory (1904), la suspension des mâchoires des Cladistiens est dite « méthyostylique » comme celle des Acipensériformes et des Téléostéens. Or nous allons voir que ce qualificatif convient au mode de suspension des Téléostéens, mode qui résulte d'une évolution distincte. De plus, le préfixe « *met* » fait allusion à une liaison hyomandibulaire-métaptérygoïde, alors que, chez le Polyptère, par suite de la disparition du métaptérygoïde, l' « hyosymplectique » est en réalité fixé à un os dermique de la face interne du palatocarré, le dermométaptérygoïde (De Beer,

Source : MNHN, Paris

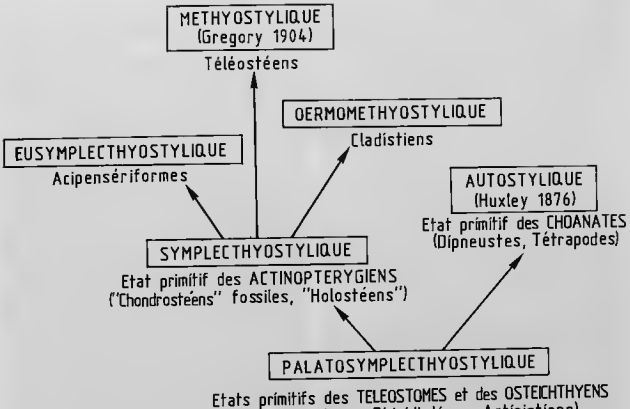


FIG. 34. — L'évolution des différents types de relation mâchoires-endocrâne chez les Téléostomes.

1937 : 86 ; DAGET 1950, 105). Aussi, le terme « dermométhyostylique » peut être proposé ; il permet d'évoquer à la fois l'importance du rôle joué par l' « hyosymplectique » et sa fixation sur le dermométaptérygoïde.

ACIPENSÉRIFORMES

Chez les Chondrostéens actuels, l'arc mandibulaire est, en l'absence de relations directes entre palatocarré et endocrâne, suspendu seulement par l'hyomandibulaire et le symplectique (fig. 2 A, 23). Ainsi s'explique le grand développement du symplectique (30). Cette évolution particulière est, à partir de la suspension symplecthyostylique (fig. 34), due au changement de mode de vie de ces poissons qui, devenus benthiques, absorbent leur nourriture presque uniquement par succion. Un tel mode alimentaire est facilité par la protrusion des mâchoires, rendue possible par la perte des relations directes entre palatocarré-endocrâne.

Ce mode de suspension a été appelé « méthyostylique » par GREGORY (1904), terme qui englobe également la suspension des Cladistiens et des Téléostéens. Or le dispositif suspenseur des Acipensériformes est, en réalité, très différent de celui de ces deux derniers groupes chez lesquels l'évolution tend, au contraire, à la disparition du symplectique et à l'immobilisation du suspensorium sur le palatocarré (cf. ci-dessous).

En conséquence, je propose, pour le mode de suspension des mâchoires des Acipensériformes, le terme « eusymplecthyostylique », le préfixe *eu* évoquant le fait que l'arc mandibulaire est parfaitement suspendu par l'hyomandibulaire et le symplectique.

TÉLÉOSTÉENS

Dans la lignée menant aux Téléostéens, la suspension symplecthyostylique s'est progressivement modifiée pour aboutir au mode caractéris-

Source : MNHN, Paris

tique de ce groupe (fig. 38). Après le redressement de l'hyomandibulaire (13), le rôle du symplectique se trouve restreint. Du fait de la perte de ses liaisons avec la mandibule (19) et l'interhyal (36), le symplectique n'a plus aucune fonction, ni directe, ni indirecte, dans le soutien de la mâchoire inférieure.

Chez les premiers Téléostéens, le symplectique a subi une nouvelle transformation : en forme de baguette effilée vers le bas, il s'encastre dans une gouttière entre le carré et l'épine quadratojugale du carré (54). Étant alors plus ou moins ankylosé, le symplectique ne peut plus être considéré comme un élément indépendant (DAGET, 1964).

Quant au palatocarré, il a perdu, chez la majorité des Téléostéens, son articulation palatobasale ; il ne se relie donc plus directement qu'à l'avant de l'endocrâne par l'articulation ethmopalatine.

Ces diverses transformations ont pour conséquence d'accroître le rôle joué par l'hyomandibulaire dans la suspension des mâchoires. Par suite de la perte de l'articulation palatobasale et du redressement de l'hyomandibulaire, ce dernier et le palatocarré constituent désormais une seule unité mécanique (cf. p. 88 ; fig. 38). N'ayant plus à se déplacer l'un par rapport à l'autre, ils demeurent en contact lors des mouvements d'expansion latérale de la cavité bucco-pharyngienne.

On comprend ainsi que, chez les Téléostéens :

1) le symplectique ait tendance à disparaître en s'ankylosant entre le carré et le quadratojugal fusionnés ;

2) l'hyomandibulaire et le palatocarré soient généralement liés au niveau du métaptérygoïde (GOODRICH, 1958 ; DAGET, 1964 ; PATTERSON, 1964 ; GAYET, 1980). Cette liaison présente différentes modalités : l'hyomandibulaire et le métaptérygoïde sont soit accolés, soit fixés par des processus et des lames (fig. 31 C).

Pour désigner ce mode de suspension, le terme « méthyostylique » créé par GREGORY (1904) peut être conservé si on ne l'emploie que pour les seuls Téléostéens chez lesquels il exprime à la fois l'importance de l'hyomandibulaire et sa liaison avec le métaptérygoïde.

CHOANATES

A partir de l'état primitif palatosymplecthyostylique des Téléostomes (fig. 34-35), la suspension des mâchoires s'est engagée chez les Dipneustes et les Tétrapodes dans une voie totalement opposée à celle des autres Téléostomes.

En effet, la fusion du palatocarré avec l'endocrâne survenue dans le morphotype ancestral des Choanates (ROSEN *et al.*, 1981) a rendu caduc l'avantage conféré par l'hyomandibulaire et le symplectique qui perdent alors tout rôle direct dans la suspension.

Une telle évolution est certainement liée au remplacement de la respiration branchiale par la respiration pulmonaire, laquelle ne nécessite plus de mouvements d'expansion latérale de la cavité bucco-pharyngienne favorisant la circulation de l'eau dans les branchies. Ainsi le palatocarré a pu se souder à l'endocrâne, ce qui a parfaitement résolu le problème de la suspension des mâchoires.

Le suspensorium, devenu inutile, s'est progressivement transformé. Chez les Dipneustes fossiles (fig. 19), le symplectique et l'hyomandibulaire sont toujours bien reconnaissables en tant que tels malgré le changement d'orientation de l'hyomandibulaire (18) et la perte de la liaison symplectique-mandibule (19) ; le suspensorium participe encore indirectement à la suspension des mâchoires puisque le symplectique est resté en connexion avec la barre hyoïdienne, elle-même reliée à la mâchoire inférieure par des ligaments et des muscles.

On admet classiquement que, chez les Tétrapodes, l'hyomandibulaire est incorporé à l'appareil auditif pour constituer la columelle (≈ étrier des Mammifères). Quant au symplectique, son devenir reste à élucider. Si la théorie de REICHERT-GAUPP sur l'origine des autres osselets de l'oreille moyenne des Mammifères est inexacte comme le supposent JARVIK (1972, 1980 b) et OTTO (1984), ce pourrait être le symplectique (= interhyal selon JARVIK) qui aurait donné l'enclume. Cette hypothèse paraît plus probable que celle de REICHERT-GAUPP. En effet, il est plus rationnel que ce soit le symplectique, élément préexistant à l'extrémité distale de la columelle, qui ait évolué pour donner l'enclume, plutôt que de d'admettre que cet élément s'est formé par une évolution complexe impliquant la séparation du carré.

Source : MNHN, Paris

Le terme « autostylique », créé par HUXLEY (1876) pour qualifier le mode de suspension où le palatocarré est soudé à l'endocrâne, peut convenir, mais à condition de ne l'employer que pour les seuls Choanates.

LE SYMPLECTIQUE ET L'INTERHYAL DANS LES MÉCANISMES DE RESPIRATION ET DE MANDUCATION

A la suite des travaux de TCHERNAVIN (1953) chez *Salmo*, de SCHAEFFER & ROSEN (1961) chez les « Chondrostéens » fossiles, MILES (1967) a suggéré que les mécanismes fondamentaux des éléments crâniens sont les mêmes chez tous les poissons Gnathostomes.

Me fondant sur ces études et sur celles de DAGET (1964), GOSLINE (1969, 1971), LIEM (1970), VANDEWALLE (1978), LAUDER (1979, 1980 b) chez les Téléostéens, j'ai tenté de reconstituer le rôle que pouvaient primitivement jouer le symplectique et l'interhyal, d'une part dans les mouvements verticaux — ouverture et fermeture de la bouche —, d'autre part dans les mouvements horizontaux — expansion latérale et contraction de la cavité bucco-pharyngienne — qui sont en jeu dans la manducation et la respiration. Il ne m'a pas semblé nécessaire de traiter séparément ces deux fonctions car les mêmes mécanismes y participent, mais avec des amplitudes différentes. Dans les manducations, ce sont les mouvements verticaux qui sont les plus importants tandis que, dans la respiration, ce sont les mouvements horizontaux (WOSKOBOINIKOFF, 1932).

Les différentes « unités mécaniques squelettiques » participant à ces mouvements, telles qu'elles ont été définies chez les Téléostéens par CHARDON & DE LA HOZ (1977), ne peuvent pas être identifiées sur des fossiles. En effet, s'il est possible d'analyser quels mouvements les différentes pièces du squelette viscéral devaient effectuer les unes par rapport aux autres, il n'en est pas de même si l'on veut tenir compte des mouvements de ces pièces en association avec les os dermiques de couverture.

C'est pourquoi seules sont envisagées ici les possibilités de déplacement des pièces du squelette viscéral. De ce fait, cette tentative d'interprétation fonctionnelle demeure hypothétique, d'autant plus que la reconstitution des ligaments et des muscles qui unissaient et actionnaient ces unités mécaniques est, elle aussi, conjecturale.

On remarquera que, même chez les poissons actuels, la compréhension de ces mécanismes demeure approximative si des prises de vues cinématographiques ne sont pas réalisées sur le vivant. Ainsi, chez *Latimeria* où une étude de ce type n'a pu être entreprise, plusieurs hypothèses ont été successivement proposées sur le rôle de l'arc hyoïdien dans l'abaissement de la mandibule : par MILLOT & ANTHONY (1958), THOMSON (1967) et ALEXANDER (1973), ROBINEAU & ANTHONY (1973), LAUDER (1980 a).

Le rôle des éléments accessoires est seulement envisagé dans leurs trois principales étapes évolutives : stade primitif des Ostéichthyens, stade chondrostéen, stade téléostéen.

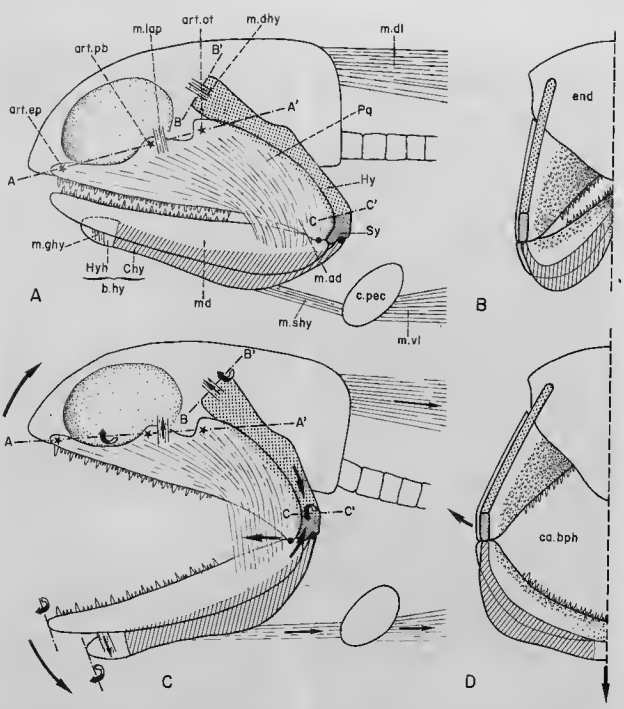
STADE PRIMITIF DES OSTÉICHTHYENS (fig. 35)

Fonction du symplectique dans l'expansion latérale de la cavité bucco-pharyngienne

Le symplectique est un élément particulièrement important au point de vue mécanique car il sert de point d'appui et de pivot aux quatre plus importantes unités mécaniques — hyomandibulaire, palatocarré, mandibule, barre hyoïdienne (cératohyal + hypohyal) — impliquées dans les mouvements de la cavité bucco-pharyngienne (fig. 35 C-D).

Avant d'aborder le rôle du symplectique dans l'expansion latérale, il est nécessaire d'analyser les mouvements que pouvaient effectuer le palatocarré et le suspensorium (= épihyal ou hyomandibulaire + symplectique), indépendamment l'un de l'autre.

Source : MNHN, Paris



axes de rotation dans le plan sagittal ou dans un plan approximativement parasagittal

articulations dont l'axe de rotation est transversal

articulations palatocarré-endocrâne

mouvements de rotation

déplacements des éléments squelettiques

action des muscles et des ligaments

FIG. 35. — Stade primitif des Ostéichthyens (suspension palatosymplecthyostylique).
Schémas partiels de la tête représentant principalement les arcs mandibulaire et hyoïdien.
A-B) Bouche fermée : A) Vue latérale ; B) Vue postérieure.
C-D) Bouche ouverte et cavité bucco-pharyngienne dilatée latéralement : C) Vue latérale ; D) Vue postérieure.

Source : MNHN, Paris

L'hyomandibulaire, fortement incliné vers l'avant, pivotait autour d'un axe de rotation (B-B') presque vertical passant par son articulation avec l'endocrâne. En revanche, le palatocarré pivotait autour d'un axe de rotation (A-A') presque horizontal qui passait par ses trois articulations sur l'endocrâne : ethmopalatine, palatobasale et otique. Ainsi, quand ces deux unités mécaniques pivotaient latéralement, l'extrémité distale de l'hyomandibulaire se déplaçait vers l'avant et légérement vers le haut alors que l'extrémité postéro-ventrale du palatocarré se déplaçait vers le haut et légérement vers l'avant.

La différence d'inclinaison entre les axes d'articulation sur l'endocrâne du suspensorium et du palatocarré est une des causes de l'apparition du symplectique dans le morphotype ancestral des Téléostomes.

Lorsque l'épihyal s'est incorporé à la suspension des mâchoires — probablement, dans le morphotype ancestral de l'ensemble Chondrichthyens + Téléostomes (VÉRAN, sous presse) — il devait être relié au palatocarré d'une façon assez lâche, sans doute seulement par des ligaments.

Chez les premiers Téléostomes, quand s'est manifestée la nécessité d'une suspension plus efficace de l'arrière des mâchoires, l'épihyal s'est scindé en deux éléments : l'hyomandibulaire et le symplectique. Ce dernier s'est lié fermement au palatocarré par une articulation tandis que l'hyomandibulaire, logé dans une gouttière de la face postéro-dorso-mésiale du palatocarré n'était relié sans doute á cet élément que par des ligaments.

Si l'épihyal était resté indivis, sa fixation ferme sur le palatocarré n'aurait permis á cet ensemble qu'un faible déplacement latéral. En effet, la rotation du palatocarré, essentiellement vers le haut, et celle de l'épihyal, principalement vers l'avant, se seraient bloquées l'une l'autre assez rapidement.

Avec l'apparition du symplectique, existe désormais dans le suspensorium une mobilité au niveau de l'articulation symplectique-hyomandibulaire. Cette articulation étant aplatie mésio-latéralement son axe C-C' était dans un plan approximativement parasagittal. Ainsi, l'hyomandibulaire et le symplectique pouvaient s'écarter latéralement du plan sagittal en faisant un angle obtu (fig. 35 D). C'est ce mouvement qui permettait au palatocarré — associé au symplectique — de pivoter latéralement avec plus d'amplitude que s'il avait été attaché á un suspensorium d'une seule pièce.

Lorsque l'expansion latérale se produisait, l'hyomandibulaire devait sortir de la gouttière du palatocarré jusqu'á ce que son déplacement latéral soit bloqué par celui du palatocarré. Celui-ci devait continuer á pivoter indépendamment de l'hyomandibulaire grâce à la mobilité au niveau de l'axe d'articulation symplectique-hyomandibulaire. Ce mouvement se produisait tant que le palatocarré n'était pas de nouveau au contact de l'hyomandibulaire ; il implique que l'axe de l'articulation symplectique-hyomandibulaire (C-C') soit parallèle á l'axe palatocarré-endocrâne (A-A').

On peut donc dire que l'axe d'articulation symplectique-hyomandibulaire compensait partiellement la différence d'inclinaison entre les axes d'articulation du palatocarré et de l'hyomandibulaire sur l'endocrâne.

En définitive, chez des poissons dont le suspensorium était á la fois incliné et solidement relié à l'arc mandibulaire, le symplectique devait jouer un rôle « passif » en permettant á la cavité bucco-pharyngienne de se dilater latéralement avec une amplitude suffisante pour assurer le courant d'eau nécessaire á la respiration branchiale.

On va voir maintenant que le symplectique devait jouer aussi un rôle « actif » dans les mécanismes qui dilataient latéralement la cavité bucco-pharyngienne. Mais, auparavant, il est nécessaire de connaître les mouvements qui s'effectuaient dans le sens vertical. En effet, comme l'a décrit TCHERNAVIN (1953) chez les Téléostéens, ce sont les forces contradictoires engendrées par l'ouverture des mâchoires qui sont responsables, au moins en partie, de l'expansion latérale. Il convient de noter que cette dilatation devait également être produite par l'action de la musculature abductrice — élévateur de l'arc palatin (m.lap) et dilatateur de l'hyomandibulaire (m.dhy ; fig. 35) — comme le conçoit GARDINER (1973) chez les « Chondrostéens ».

L'ouverture de la bouche (fig. 35 C) — l'expansion verticale — devait s'effectuer — comme MILES (1967) l'a suggéré — de la même

Source : MNHN, Paris

manière que l'a décrit TCHERNAVIN (1953) chez *Salmo* :

— sous l'effet de la contraction des muscles dorso-latéraux (m.dl) insérés sur l'endocrâne, l'ensemble endocrâne + palatocarré + symplectique + hyomandibulaire effectuait une rotation vers le haut et l'arrière autour de l'axe transversal d'articulation des mâchoires ;

— simultanément, la contraction des muscles ventro-latéraux (m.vl.) tirait vers l'arrière la ceinture pectorale, laquelle transmettait le mouvement à la barre hyoïdienne par l'intermédiaire du muscle sternohyoïdien (m.shy) ; ensuite se produisait l'abaissement de la mandibule par la contraction du muscle géniohyoïdien (m.ghy).

Ces mouvements d'ouverture de la bouche avaient pour effet secondaire d'engendrer des forces qui, en arrière de l'axe d'articulation des mâchoires, convergeaient sur le symplectique.

Le symplectique subissait une poussée vers le haut exercée essentiellement par l'extrémité postéro-dorsale de la mandibule lors de son abaissement. Comme, simultanément, l'extrémité distale de l'hyomandibulaire se déplaçait vers le bas lors de l'élévation de l'endocrâne, ces forces s'opposaient au niveau de l'articulation symplectique-hyomandibulaire qui s'écartait alors du plan de symétrie de la tête (fig. 35 D). Ainsi, l'hyomandibulaire pivotait latéralement sur son axe d'articulation (B-B') avec l'endocrâne tandis que le symplectique, en se déplaçant vers l'extérieur, entraînait : 1) la rotation du palatocarré sur son axe d'articulation (A-A') avec l'endocrâne ; 2) la rotation de la barre hyoïdienne et de la mandibule sur leur extrémité antérieure.

Le symplectique subissait également une poussée vers l'avant exercée par l'extrémité distale de l'hyomandibulaire lorsque l'endocrâne se relevait. Les extrémités postérieures de la mandibule et de la barre hyoïdienne étaient entraînées vers l'avant tandis que les extrémités antérieures de ces éléments subissaient une traction vers l'arrière lors de leur abaissement. Ces forces de directions opposées obligeaient la mandibule et la barre hyoïdienne à pivoter sur leur extrémité antérieure alors que leur extrémité postérieure s'écartait du plan de symétrie de la tête. Ce mécanisme a déjà été décrit par TCHERNAVIN (1953) chez les Téléostéens ; mais, dans ce groupe, le symplectique n'intervient plus dans la dilatation latérale (cf. p. 88).

STADE CHONDROSTÉEN
(fig. 37)

Plusieurs hypothèses sur les mécanismes des arcs mandibulaire et hyoïdien dans la manducation et la respiration chez les Actinoptérygiens primitifs fossiles ont été proposées par LAUDER (1980 b). Mais on ne peut en tenir compte car cet auteur se base sur l'anatomie de poissons plus évolués tels qu'*Amia* et *Lepisosteus*. Or depuis les travaux de NIELSEN (1942, 1949) et SCHAEFFER & ROSEN (1961), on sait que le suspensorium des « Chondrostéens », encore très incliné, ne pouvait pas pivoter latéralement dans le même plan que le palatocarré ; de plus, le présent travail montre que l'organisation de la région moyenne de l'arc hyoïdien est très différente chez les « Chondrostéens » et chez les Néoptérygiens (voir la reconstitution — fig. 36 — proposée par LAUDER en comparaison avec les figures 37 et 38).

Fonctions du symplectique

Les nouveaux dispositifs articulaires qui accrochent le symplectique d'une manière plus efficace à l'hyomandibulaire et á l'arc mandibulaire ont également amélioré certains mécanismes fondamentaux de la tête.

Le symplectique s'articule désormais :

— à l'hyomandibulaire par une articulation de type condyle-cavité (28) qui permet théoriquement de pivoter dans diverses directions ;

— au palatocarré par un processus antérieur qui s'articule dans un sillon vertical séparant postérieurement les deux condyles quadrato-mandibulaires (24) ; le symplectique pouvait donc coulisser verticalement entre les deux condyles ; mais il était par contre solidaire du palatocarré lors des mouvements transversaux ;

— à la mandibule par une surface articulaire très développée qui s'étend non seulement sur l'extrémité postéro-dorsale de l'os de Meckel, mais également sur sa face mésiale (29).

Lors des mouvements verticaux de la bouche, la mandibule devait obligatoirement effectuer une rotation sur le symplectique. La surface articulaire symplectique-mandibule étant très développée, elle se situe plus en arrière et plus

Source : MNHN, Paris

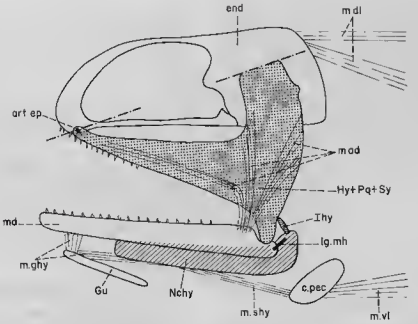


FIG. 36. — Schéma sur lequel se fonde LAUDER pour reconstituer les mécanismes des arcs mandibulaire et hyoïdien dans la manducation et la respiration chez les Actinoptérygiens primitifs (modifié d'après LAUDER, 1980 *b*, fig. 18). Un tel schéma se rapproche de celui des Téléostéens (fig. 38) et non pas de celui des « Chondrostéens » (fig. 37) proposé ici.

bas que l'axe d'articulation des mâchoires. De ce fait, la mandibule, en s'abaissant, agissait comme un levier sur le symplectique, ce qui l'obligeait à se déplacer vers le haut en coulissant entre les condyles quadrato-mandibulaires.

Un tel mouvement du symplectique devait jouer un rôle direct dans l'expansion latérale et un rôle indirect dans l'élévation de la mandibule lorsque se détendaient les ligaments qui maintenaient en connexion le symplectique sur le palatocarré. Analysons successivement le rôle du symplectique dans ces deux mécanismes.

Expansion latérale de la cavité bucco-pharyngienne

Il faut tout d'abord souligner que le rôle du symplectique dans cette expansion devait être fondamentalement le même qu'au stade primitif des Ostéichthyens. Cependant, à ce stade, je n'ai pas envisagé les conséquences d'un déplacement dorsal du symplectique car son articulation avec la mandibule n'a qu'une faible surface (10). De ce fait, la mandibule devait pouvoir effectuer un mouvement de rotation sur le symplectique sans que celui-ci ait à se déplacer (fig. 35 C).

Au stade évolutif considéré ici, le déplacement dorsal du symplectique qu'engendrait l'abaissement de la mandibule devait avoir deux conséquences sur l'expansion latérale :

— 1) la dilatation était plus rapide. En effet, un tel déplacement augmentait l'intensité de la force qui, au niveau de l'articulation symplectique-hyomandibulaire, s'affrontait avec celle qu'engendrait l'élévation du neurocrâne (cf. p. 84), ce qui provoquait la rotation rapide de l'hyomandibulaire sur l'endocrâne. Ce mouvement avait pour effet de déplacer vers l'extérieur le symplectique, lequel entraînait alors la rotation du palatocarré sur l'endocrâne ainsi que le déplacement latéral de la mandibule et de la barre hyoïdienne ;

— 2) le volume de la cavité bucco-pharyngienne était plus important. En effet, lorsque le symplectique se déplaçait vers le haut, l'hyomandibulaire s'écartait davantage du plan de symétrie de la tête.

La contrainte exercée par les forces qui s'opposaient au niveau de l'articulation symplectique-hyomandibulaire explique en partie la puissante articulation qui s'est mise en place entre ces

Source : MNHN, Paris

éléments. Cependant, une question demeure : quelle est la signification fonctionnelle du mode d'articulation condyle-cavité entre le symplectique et l'hyomandibulaire ? Ce type d'articulation — dénommée en mécanique « liaison rotule » — pouvait permettre au symplectique de pivoter sur l'hyomandibulaire dans toutes les directions. Or jusqu'á présent, je n'ai envisagé que des mouvements dans un plan transversal, essentiellement latéraux, déjà possibles au stade primitif des Ostéichthyens quand l'articulation était aplatie mésio-latéralement. Il est probable que, lors des mouvements d'ouverture des mâchoires, le symplectique étant entraîné par le palatocarré vers l'avant et le haut, effectuait une légére rotation dans la même direction au niveau de son articulation avec l'hyomandibulaire. Cela peut s'expliquer par le fait que l'articulation des mâchoires est située plus en avant et plus bas que l'articulation symplectique-hyomandibulaire.

En résumé, au stade chondrostéen, le symplectique permettait une expansion latérale plus efficace de la chambre bucco-pharyngienne que primitivement chez les Ostéichthyens. Comme les mouvements latéraux sont les plus importants dans la respiration, c'est donc principalement cette fonction qui s'est trouvée améliorée. D'autre part, la plus grande amplitude de cette dilatation a sans doute permis à ces poissons de capturer de plus grandes proies.

Élévation de la mandibule

Lorsque les muscles commandant l'ouverture de la bouche se relâchaient, les ligaments, auparavant mis sous tension au niveau de l'articulation symplectique-palatocarré par l'abaissement de la mandibule, devaient réagir comme un élastique en entraînant le symplectique vers le bas. Ce dernier repoussait alors l'extrémité postérieure de la mandibule tandis que l'extrémité antérieure se relevait.

Le symplectique devait jouer ainsi un rôle non négligeable chez des poissons dont le muscle adducteur de la mandibule, actionnant la fermeture de la bouche, n'était pas aussi efficace que chez les Néoptérygiens (SCHAEFFER & ROSEN, 1961). En effet, ce muscle, enfermé dans une chambre palatomaxillaire peu élevée, n'avait qu'une faible extension, de plus, en raison de l'emplacement de leur insertion, certaines de ses fibres ne travaillaient qu'en traction indirecte. Signalons que, sur le trajet des fibres indirectes, j'ai mis en évidence, chez les Actinoptérygiens primitifs fossiles, un « os labial » (Lab ; fig. 37 A, C) qui améliorait le rendement musculaire (VÉRAN, 1988).

Les premiers Actinoptérygiens étaient des prédateurs qui capturaient les proies en les saisissant par leurs longues mâchoires bien dentées. L'action exercée par le symplectique dans la fermeture de la bouche améliorait certainement la force et la rapidité de la préhension.

En revanche, le symplectique devait contrarier l'abaissement de la mandibule. Mais nous allons voir que ce mouvement dépendait d'un double mécanisme (cf. p. 87).

Fonctions de l'interhyal

Chez les Actinoptérygiens primitifs, l'apparition d'un petit élément mobile — l'interhyal (21-22) — entre le symplectique et la barre hyoïdienne (hypohyal + néocératohyal) permet désormais à cette derniére d'effectuer des mouvements dont elle était primitivement incapable chez les Ostéichthyens, quand elle était directement suspendue au symplectique.

Cette plus grande mobilité de la barre hyoïdienne, due á la présence de l'interhyal, joue un rôle dans l'expansion latérale de la cavité bucco-pharyngienne ainsi que dans l'abaissement de la mandibule.

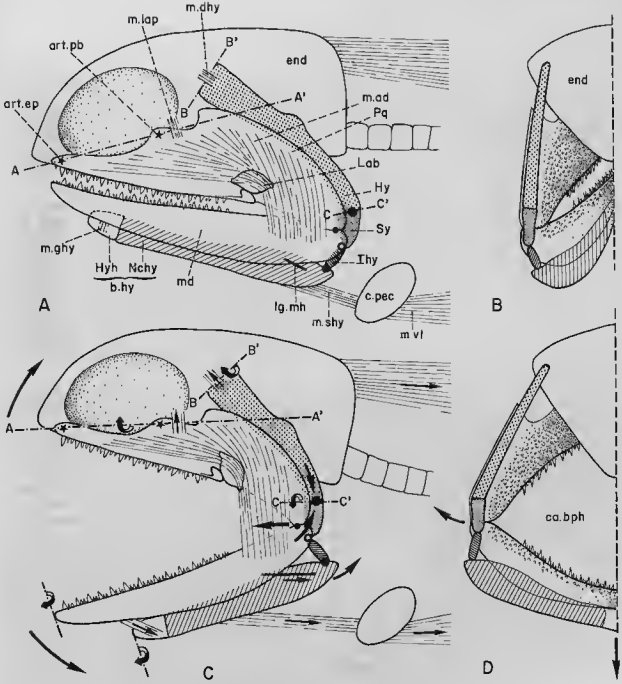
Expansion latérale de la cavité bucco-pharyngienne

Lié au symplectique, l'interhyal jouxte le bord postéro-mésial de la mandibule. De ce fait, c'est seulement quand il pivotait vers l'arrière et le haut qu'il devait pouvoir se dégager partiellement de la mandibule (fig. 37 C-D), effectuant alors une légére rotation latérale. Ceci permettait sans doute á la partie postérieure de la barre hyoïdienne de s'écarter davantage du plan de symétrie de la tête qu'au stade primitif des Ostéichthyens. Ainsi, la présence de l'interhyal a légérement accru le volume de la cavité bucco-pharyngienne.

Abaissement de la mandibule

L'interhyal pouvait pivoter aisément vers l'arrière et le haut, ce qui permettait á la barre

Source : MNHN, Paris



axes de rotation dans le plan sagittal ou dans un plan approximativement parasagittal

★ articulations palatocarré-endocrâne

● articulation des mâchoires dont l'axe de rotation est transversal

articulation assurant principalement des mouvements de rotation dans un plan transversal

articulations assurant principalement des mouvements dans un plan parasagittal

mouvements de rotation

déplacements des éléments squelettiques

action des muscles et des ligaments

FIG. 37. — Stade chondrostéen (suspension symplecthyostylique).
Schémas partiels de la tête représentant principalement les arcs mandibulaire et hyoïdien.
A-B) Bouche fermée : A) Vue latérale ; B) Vue postérieure.
C-D) Bouche ouverte et cavité bucco-pharyngienne dilatée latéralement : C) Vue latérale ; D) Vue postérieure.

Source : MNHN, Paris

hyoïdienne de se déplacer postéro-dorsalement dans un plan vertical, le long de la face mésiale de la mandibule. Un tel déplacement devait être en partie responsable de l'abaissement de la mandibule, comme c'est le cas chez les Téléostéens (GOSLINE, 1969, 1971).

Chez ces derniers (fig. 38), le processus rétro-articulaire de la mandibule est relié au néocératohyal par un ligament mandibulo-hyoïdien (lg.mh) qui abaisse la mandibule lorsque la barre hyoïdienne est entraînée vers le bas et l'arrière.

On peut penser que ce mécanisme existait chez les Actinoptérygiens primitifs fossiles (fig. 37 A, C), car un ligament mandibulo-hyoïdien est également présent chez les Chondrostéens actuels (fig. 2 A, 23 ; DANFORTH, 1912 ; TATARKO, 1936, 1937). Chez eux, ce ligament ne s'attache pas sur le processus rétroarticulaire de la mandibule mais sur son bord ventral, ce qui, étant donnée la position de l'interhyal, est plus fonctionnel.

Sous l'action du muscle sternohyoïdien, la partie antérieure de la barre hyoïdienne était tirée vers le bas et l'arrière ; l'interhyal pivotait alors vers l'arrière et le haut en entraînant l'extrémité postérieure de la barre hyoïdienne. Ce mouvement avait pour effet de tendre le ligament mandibulo-hyoïdien qui abaissait alors la mandibule.

L'abaissement de la mandibule devait également être produit par la contraction du muscle géniohyoïdien comme le pensent SCHAEFFER & ROSEN (1961). En effet, chez *Boreosomus reuters-kioldi* (obs. pers.), l'insertion de ce muscle est visible sur la face mésiale de l'os de Meckel et sur la face latérale de l'hypohyal.

Ces deux moyens par lesquels la mandibule s'abaissait devaient être l'un et l'autre nécessaires puisque le symplectique offrait une certaine résistance à ce mouvement (cf. p. 84).

STADE TÉLÉOSTÉEN
(fig. 38)

Perte des fonctions du symplectique

Le problème mécanique posé par la différence d'inclinaison entre les axes d'articulation sur l'endocrâne de l'hyomandibulaire et du palato-carré se trouve presque résolu chez les Néoptérygiens primitifs par le redressement de l'hyomandibulaire (13) qui a commencé à se produire chez l'ancêtre commun de l'ensemble Ptycholépiformes + Néoptérygiens. Mais c'est chez les Téléostéens (fig. 38) que, par suite de la perte de l'articulation palatobasale, la direction de l'articulation de l'hyomandibulaire sur l'endocrâne (B-B') est, du moins en vue latérale, la même que celle du palatocarré-endocrâne (A-A').

Ainsi l'ensemble palatocarré + hyomandibulaire, constituant une seule unité mécanique, peut pivoter d'un seul bloc lors des mouvements d'expansion latérale de la cavité bucco-pharyngienne. On notera cependant que, en vue ventrale, la direction de l'articulation de l'hyomandibulaire sur l'endocrâne ne passe pas exactement par l'articulation ethmopalatine (VANDEWALLE, 1978 ; VANDEWALLE *et al.*, 1982). De ce fait, lors de son abduction, cet ensemble ne peut être rigide et présente des zones de mobilité ou de pliure qui varient selon les genres.

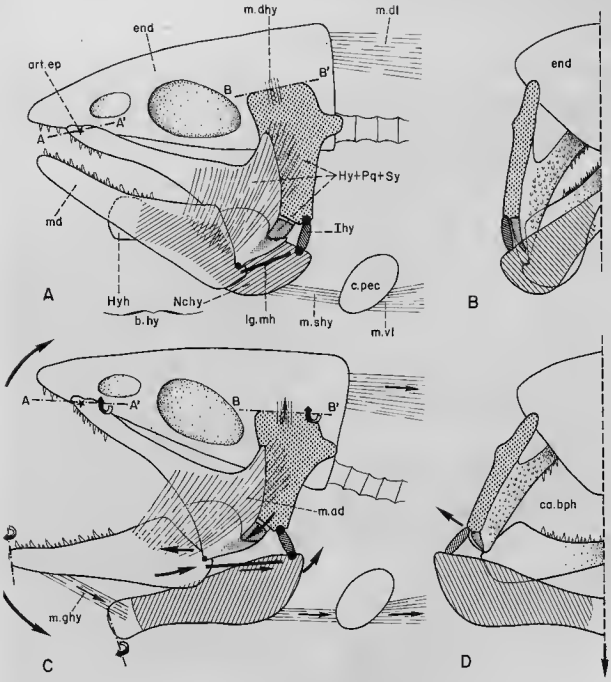
Quoi qu'il en soit, du fait que le palatocarré et l'hyomandibulaire peuvent pivoter latéralement dans un même plan, le symplectique n'a plus à jouer un rôle de pivot entre ces deux éléments qui tendent à s'immobiliser l'un sur l'autre (cf. p. 80 ; fig. 31 C). On comprend alors pourquoi le symplectique a tendance à disparaître, s'ankylosant plus ou moins dans une gouttière constituée par le carré et le quadratojugal fusionnés (54-55).

Avant cette ultime transformation qui s'est produite chez les Téléostéens, le symplectique a subi plusieurs autres modifications qui ont neutralisés progressivement le rôle qu'il jouait dans l'expansion latérale et l'élévation de la mandibule. Le symplectique a successivement perdu : 1) sa liaison indirecte avec la barre hyoïdienne due au changement de position de l'interhyal (36) ; 2) son articulation mobile avec l'hyomandibulaire, remplacée par un joint de tissu sans doute fibreux (37), ce qui confère à cette liaison une faible mobilité (cf. p. 65) ; 3) sa liaison avec la mandibule (19).

Accroissement des fonctions de l'interhyal

Le changement de position de l'interhyal qui, associé à la barre hyoïdienne, a migré sur l'extrémité distale de l'hyomandibulaire (36) chez les Néoptérygiens, a accru sa mobilité, donc son efficacité, non seulement dans l'expansion latérale mais aussi dans l'abaissement de la mandibule.

Source : MNHN, Paris



—·—·— axes de rotation dans le plan sagittal ou dans un plan approximativement parasagittal

* articulations palatocarré-endocrâne

● articulation des mâchoires dont l'axe de rotation est transversal

● Articulation assurant principalement des mouvements dans un plan parasagittal et dans un plan transversal

mouvements de rotation

déplacements des éléments squelettiques

action des muscles et des ligaments

FIG. 38. — Stade téléostéen (suspension méthyostylique).

Schémas partiels de la tête représentant principalement les arcs mandibulaire et hyoïdien.

A-B) Bouche fermée : A) Vue latérale ; B) Vue postérieure.

C-D) Bouche ouverte et cavité bucco-pharyngienne dilatée latéralement : C) Vue latérale ; D) Vue postérieure.

Source : MNHN, Paris

Expansion latérale de la cavité bucco-pharyngienne

Les mouvements latéraux de la cavité bucco-pharyngienne se produisent avec plus d'efficacité que chez les « Chondrostéens » pour trois raisons :

1) l'interhyal se situe maintenant loin en arrière et plus haut que l'articulation des mâchoires. Il peut donc pivoter latéralement sans être gêné par la mandibule. Ceci permet à une grande partie de la région postérieure de la barre hyoïdienne de s'écarter davantage du plan de symétrie de la tête que ne le fait la mandibule ; le volume de la cavité bucco-pharyngienne est ainsi accru. Au maximum de son abaissement, la barre hyoïdienne peut, dans certains cas, se dégager complètement de la mandibule (GOSLINE, 1971), ce qui lui permet de se déplacer latéralement avec encore plus d'ampleur ;

2) l'interhyal se situe désormais plus superficiellement. De ce fait la distance entre les deux interhyaux est plus importante, ce qui accroît également le volume de la cavité bucco-pharyngienne ;

3) l'interhyal est maintenant en partie recouvert par un nouvel élément : l'interopercule (41). En migrant vers l'extérieur, il s'est solidarisé avec un élément de la série operculaire qui s'est différencié en interopercule (SCHAEFFER & ROSEN, 1961 ; LEHMAN, 1966). WOSKOBOINIKOFF (1932) a montré que la mobilité de cet élément a facilité les mouvements de l'interhyal. On doit noter que (fig. 32) l'interopercule ne s'est pas différencié en même temps que l'interhyal changeait de position (36). En effet, on admet maintenant que, chez les Ginglymodi (BERG, 1940 ; PATTERSON, 1973 ; WILEY, 1976), l'élément appelé « interopercule » par GOODRICH (1930) ET HOLMGREN & STENSIÖ (1936) est en réalité un quadratojugal (fig. 24).

Abaissement de la mandibule.

L'abaissement de la mandibule au moyen du ligament mandibulo-hyoïdien (lg.mh ; cf. p. 88 ; GOSLINE, 1969, 1971), a de même été facilité par la nouvelle position de l'interhyal. En effet, l'extrémité postérieure de la barre hyoïdienne — sur laquelle est inséré ce ligament — se trouve maintenant placée plus haut et plus en arrière que l'articulation des mâchoires. De plus, l'attache antérieure du ligament a elle-même migré sur le processus rétro-articulaire de la mandibule.

Ainsi, lorsque l'extrémité postérieure de la barre hyoïdienne est entraînée vers l'arrière et le haut par suite de l'abaissement de sa partie antérieure, la traction du ligament mandibulo-hyoïdien agit d'une manière plus efficace.

Les modifications dues au changement de position de l'interhyal ont largement contribué — avec notamment la protrusion des mâchoires, la diminution de l'ouverture de la bouche et le raccourcissement des mâchoires — à la mise en place chez les Téléostéens d'une nouvelle stratégie de capture : l'importante et rapide expansion de la cavité bucco-pharyngienne crée une dépression qui permet l'aspiration des proies.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'étude anatomique des « Chondrostéens » éotriasiques et d'un Porolépiforme éodévonien du Spitsberg a permis d'éclaircir l'évolution des éléments accessoires de l'arc hyoïdien.

Le symplectique existe chez les « Chondrostéens », les Rhipidistiens, les Acanthodiens, les Dipneustes et certaines larves de Tétrapodes alors que, jusqu'ici, on ne l'avait identifié avec certitude que chez les Néoptérygiens et les Actinistiens.

L'interhyal a été découvert chez les « Chondrostéens » fossiles alors que sa présence n'était attestée que chez les Cladistiens (= Brachioptérygiens) et les Néoptérygiens.

Les Actinoptérygiens — mis à part les Cladistiens chez lesquels le symplectique n'est plus présent — sont donc les seuls Téléostomes à posséder les deux éléments accessoires.

Ces éléments n'ont pas la même position l'un par rapport à l'autre chez les « Chondrostéens » et les Néoptérygiens. Chez les premiers, le symplectique et l'interhyal sont reliés bout à bout entre l'hyomandibulaire et le néocératohyal, ce qui correspond à la disposition primitive des éléments d'un arc branchial ; chez les seconds, l'interhyal n'est pas articulé sur le symplectique mais, en arrière, sur l'extrémité distale de l'hyomandibulaire.

La présence du symplectique chez les Acanthodiens et la plupart des Ostéichthyens confirme l'hypothèse sur la monophylie des Téléostomes.

Lors de son apparition, il assurait la continuité de l'arc hyoïdien et reliait l'hyomandibulaire à l'arc mandibulaire, sans doute seulement au niveau du palatocarré.

Son état primitif chez les Ostéichthyens a, semble-t-il, été conservé par les Rhipidistiens dont le symplectique est maintenant bien connu grâce à la présente étude de *Porolepis brevis*. Faiblement allongé, aplati mésio-latéralement, le symplectique était primitivement peu robuste et s'articulait :

1) sur la totalité de l'extrémité distale de l'hyomandibulaire ;

2) dans une légère dépression du palatocarré ;

3) sur l'extrémité postéro-dorsale de l'os de Meckel ;

4) sur le processus postéro-dorsal du cératohyal qui préfigure le futur interhyal des Actinoptérygiens.

Dans le mode primitif de suspension des mâchoires des Téléostomes et des Ostéichthyens, le palatocarré et l'ensemble symplectique + hyomandibulaire jouent un rôle équivalent. Pour un tel mode de suspension, je propose le terme « palatosymplecthyostylique ».

Le renforcement des liaisons entre l'épihyal et le palatocarré — nécessaire à une suspension efficace de l'arrière des mâchoires — a sans doute conditionné, chez les premiers Téléostomes, la division de l'épihyal en hyomandibulaire et symplectique. Sans cela, les mouvements d'expansion latérale de la cavité bucco-pharyngienne n'auraient eu qu'une très faible amplitude. En effet, l'hyomandibulaire, en raison de son inclinaison, ne pivotait pas sur l'endocrâne dans le même plan que le palatocarré. Grâce au symplectique, ces deux unités mécaniques se sont efficacement reliées ; de plus, la mobilité de l'articulation symplectique-hyomandibulaire a permis au palatocarré de pivoter latéralement sans être trop gêné par l'hyomandibulaire. Cependant l'amplitude de l'expansion latérale était encore faible ; elle n'atteindra son maximum qu'avec le redressement de l'hyomandibulaire.

Dans le mécanisme assurant l'expansion latérale, le symplectique ne jouait pas seulement un

Source : MNHN, Paris

rôle « passif », mais également un rôle « actif ». En effet, lors de l'ouverture de la bouche, il subissait des forces contradictoires qui l'obligeaient á se déplacer latéralement, mouvement qui entraînait : 1) la rotation de l'hyomandibulaire et du palatocarré sur l'endocrâne ; 2) la rotation de la barre hyoïdienne et de la mandibule sur leur extrémité antérieure.

Comme les mouvements latéraux de la cavité bucco-pharyngienne jouent un rôle plus important dans la circulation de l'eau allant aux branchies que dans la manducation, c'est essentiellement la fonction respiratoire qui s'est trouvée améliorée.

Chez les Choanates (Dipneustes + Tétrapodes), la soudure du palatocarré á l'endocrâne a libéré l'hyomandibulaire et le symplectique de leurs fonctions primitives dans la suspension des mâchoires et dans la respiration. Ainsi, ces éléments subissent des transformations dont trois sont interprétées comme des synapomorphies soutenant l'hypothèse sur la monophylie des Choanates :

1) l'hyomandibulaire s'incline de l'arrière et le haut vers l'avant et le bas ;

2) le symplectique perd sa liaison avec la mandibule ;

3) le symplectique s'articule par une protubérance sur le carré.

Maintenant que ce travail montre l'existence d'un symplectique dans la lignée menant aux Tétrapodes, on peut se demander si le symplectique n'a pas donné comme l'hyomandibulaire un des osselets de l'oreille moyenne. Si on en croit l'hypothèse de JARVIK (1972, 1980 b) formulée á propos de l'interhyal (= symplectique du présent travail) des Ostéolépiformes, le symplectique peut être á l'origine de l'enclume des Mammifères. C'est lá un point important que l'embryologie pourra peut-être préciser.

Chez les Actinoptérygiens, les éléments accessoires se sont diversifiés et perfectionnés.

Dans le morphotype ancestral de ces poissons, un nouvel élément — l'interhyal — s'intercale entre le symplectique et la barre hyoïdienne.

La présence de l'interhyal confirme l'hypothèse sur la monophylie de ce groupe dont les Cladistiens font partie.

En s'appuyant sur des données embryologiques, on est en droit de penser que l'interhyal provient essentiellement de la fragmentation du processus postéro-dorsal du cératohyal des premiers Ostéichthyens. C'est pourquoi je propose d'appeler « néocératohyal » la partie principale du cératohyal lorsque l'interhyal s'en est détaché.

Lors de son apparition, l'interhyal est une mince baguette aplatie mésio-latéralement comme il l'est resté chez les Cheirolepididae. Son épaississement chez les Cladistiens et les Actinoptériens (= Actinoptérygiens á l'exclusion des Cheirolepididae et des Cladistiens) est une preuve en faveur de l'hypothèse selon laquelle ces groupes sont frères.

Ce petit élément mobile permettait á la barre hyoïdienne (néocératohyal + hypohyal) de se déplacer plus aisément que chez les premiers Ostéichthyens. Cependant, en raison de sa liaison avec le symplectique, l'interhyal était gêné par la mandibule dans son pivotement latéral ; son rôle était donc de faible importance dans l'expansion latérale de la cavité bucco-pharyngienne. En revanche, il pouvait facilement pivoter vers l'arrière et le haut en entraînant la barre hyoïdienne, ce qui, par l'intermédiaire du ligament mandibulo-hyoïdien, abaissait la mandibule.

Quant au symplectique, devenu plus robuste, il présente trois nouveaux dispositifs qui se sont mis progressivement en place au niveau de ses articulations :

1) un processus antérieur qui s'articule entre les deux condyles quadrato-mandibulaires du palatocarré ;

2) un condyle dorsal qui s'emboîte dans l'extrémité distale de l'hyomandibulaire ;

3) une surface articulaire très étendue avec la mandibule.

De la sorte, le symplectique est plus efficacement accroché á l'arc mandibulaire que dans la suspension primitive des Ostéichthyens. Le palatocarré ayant perdu son articulation otique avec l'endocrâne, les mâchoires sont maintenant suspendues dans leur partie postérieure seulement par l'hyomandibulaire et le symplectique. Le terme « symplecthyostylique », proposé dans ce travail, qualifie un tel mode de suspension.

Du fait de la grande extension de sa surface articulaire avec la mandibule, le symplectique se déplaçait obligatoirement vers le haut lorsque la

Source : MNHN, Paris

mandibule s'abaissait sous l'action des muscles commandant l'ouverture de la bouche. Un tel déplacement du symplectique devait avoir trois conséquences : 1) il augmentait l'intensité d'une des forces participant à l'expansion latérale qui se produisait alors plus rapidement ; 2) il accroissait le volume de la cavité bucco-pharyngienne ; 3) il agissait indirectement sur l'élévation de la mandibule.

Le symplectique joue ainsi un rôle plus important dans la respiration ; de plus il intervient maintenant dans la fermeture de la bouche.

La suspension symplecthyostylique des premiers Actinoptérygiens a évolué de diverses manières :

1) chez les Cladistiens, le symplectique ne s'individualise plus à partir de l'épihyal (= hyosymplectique) qui s'est fixé sur le palatocarré au niveau du dermométaptérygoïde. Pour ce type de suspension je propose le terme « dermométhyostylique » ;

2) chez les Acipensériformes, les mâchoires sont suspendues uniquement par le symplectique et l'hyomandibulaire. Ce mode de suspension peut être qualifié d' « eusymplecthyostylique » ;

3) chez l'ancêtre commun de l'ensemble Ptycholépiformes + Néoptérygiens, l'hyomandibulaire s'est redressé et le symplectique s'articule avec l'hyomandibulaire seulement sur la région antérieure de son extrémité distale qui s'est élargie. Ces modifications annoncent celles qui aboutiront à la suspension méthyostylique des Téléostéens.

Chez les Néoptérygiens, l'hyomandibulaire — dont le redressement a commencé à se produire dans le morphotype ancestral de l'ensemble Ptycholépiformes + Néoptérygiens — est maintenant vertical. De cette manière se trouve presque résolu le problème mécanique posé par la différence d'inclinaison entre l'axe d'articulation de l'hyomandibulaire sur l'endocrâne et celui du palatocarré. Mais ce n'est qu'avec la perte de l'articulation palatobasale que, chez les Téléostéens, l'hyomandibulaire et le palatocarré peuvent pivoter d'un seul bloc lors des mouvements d'expansion latérale. Ainsi, ces éléments tendent à se fixer l'un sur l'autre au niveau du métaptérygoïde.

Le symplectique, n'ayant plus à jouer un rôle de pivot entre ces deux unités mécaniques, se modifie progressivement jusqu'à perdre ses fonctions dans la suspension des mâchoires et dans les mouvements de respiration et manducation. Il perd d'abord sa liaison indirecte avec la barre hyoïdienne à la suite du changement de position de l'interhyal (morphotype des Néoptérygiens). Puis, il perd sa liaison avec la mandibule (morphotype des Macrosemiidae et de l'ensemble Semionotidae + Téléostéens). Enfin, le symplectique tend à disparaître, s'ankylosant plus ou moins entre le carré et l'épine quadratojugale du carré (morphotype des Téléostéens).

L'ensemble de ces transformations aboutissent, chez les Téléostéens, au mode de suspension des mâchoires qualifié par le terme « méthyostylique » qu'a créé GREGORY (1904).

Corrélativement, le rôle de l'interhyal se trouve accru par son changement de position : cet élément a migré — entraînant la barre hyoïdienne — sur la région postérieure de l'hyomandibulaire qui s'était élargie chez l'ancêtre commun à l'ensemble Ptycholépiformes + Néoptérygiens.

Grâce à sa nouvelle position qui le rend plus mobile, l'interhyal permet à la barre hyoïdienne de plus amples déplacements. Il joue ainsi un rôle plus important dans l'expansion latérale de la cavité bucco-pharyngienne et dans l'abaissement de la mandibule, ce qui a favorisé la mise en place chez les Téléostéens d'une nouvelle stratégie de capture des proies par aspiration.

En définitive, dans les deux principaux groupes actuels de Téléostomes — Téléostéens et Tétrapodes —, le premier élément accessoire qui s'est individualisé — le symplectique — a perdu ses fonctions primitives.

Chez les Téléostéens, l'ankylose du symplectique est une conséquence du redressement de l'hyomandibulaire qui peut désormais suspendre efficacement les mâchoires sans l'aide du symplectique. De plus, le deuxième élément accessoire — l'interhyal —, apparu chez les premiers Actinoptérygiens, a progressivement remplacé le symplectique dans la réalisation des mouvements de respiration et de manducation.

Chez les Tétrapodes, cette évolution est une conséquence de la soudure palatocarré-endocrâne lié à l'adaptation à la respiration pulmonaire, ce qui a rendu caduc le rôle précédemment acquis par le symplectique.

Source : MNHN, Paris

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier Cécile POPLIN et Sylvie WENZ qui, tout au long de la rédaction de ce travail, m'ont fait part de commentaires judicieux et constructifs. Je remercie également Denise et Donald RUSSELL pour la traduction anglaise du résumé, Françoise PILARD pour l'aide qu'elle m'a apportée dans l'élaboration des dessins, Denis SERRETTE pour les photographies. Enfin, des remerciements tout particuliers doivent aller à Elyane MOLIN qui, non seulement a dactylographié ce mémoire, mais a de plus participé à la révision des épreuves.

Source : MNHN, Paris

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALDINGER, H., 1937. — Permische Ganoidfische aus Ostgrönland. *Medd. Gron.*, **102** (3) : 1-392.

ALEXANDER, R.McN., 1973. — Jaw mechanisms of the Caelacanth *Latimeria*. *Copeia*, 1 : 156-158.

ALLIS, E. P., 1897. — The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in *Amia calva*. *J. morphol.*, **12** : 487-808.

ALLIS, E. P., 1903. — The skull, and the cranial and first spinal muscle and nerves in *Scomber scomber*. *J. morphol.*, **18** : 45-328.

ALLIS, E. P., 1911. — The pseudobranchial and carotid arteries in *Polyodon spathula*. *Anat. Anz.*, **39** : 257-262 ; 282-293.

ALLIS, E. P., 1912. — The pseudobranchial and carotid arteries in *Esox*, *Salmo* and *Gadus*, together with a description of the arteries in the adult *Amia*. *Anat. Anz.*, **41** : 113-141.

ALLIS, E. P., 1915. — The homologies of the hyomandibula of the Gnathostome Fisches. *J. Morphol.*, **26** : 563-624.

ALLIS, E. P., 1922. — The cranial anatomy of *Polypterus*, with special reference to *Polypterus bichir*. *J. Anat.*, **56** : 189-294.

ANDREWS, S. M., GARDINER, B. G., MILES, R. S. & PATTERSON, C., 1967. — Chondrostei, Holostei and Haleocostomi. *In* : W. B. Harland *et al.*, *The Fossil Record*. London, Geological Society : 637-683.

BARONE, R., 1968. — *Anatomie comparée des Mammifères domestiques*. T. 2 : *Arthrologie et myologie*. Lyon, Laboratoire d'Anatomie, École Nationale Vétérinaire : 1-1066.

BARTRAM, A. W. H., 1977. — The Macrosemiidae, a mesozoic family of Holostean fishes. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.), (Geol.)*, **29** (2) : 137-234.

BERG, L. S., 1940. — Classification of fishes both recent and fossil. *Tr. Paleontol. Inst. Akad. Nauk. SSSR.*, **5** (2) : 1-517.

BERTIN, L., 1958. — *Système nerveux des Poissons*. *In* : P. P. Grassé, *Traité de Zoologie*, **13** (1) : 854-922, Paris, Masson Ed.

BERTMAR, G., 1959. — On the ontogeny of the chondral skull in Characidae, with a discussion on the chondrocranial base and the visceral chondrocranium in fishes. *Acta. Zool. Stock.*, **40** : 203-364.

BERTMAR, G., 1962. — On the ontogeny and evolution of the arterial vascular system in the head of the African characidean fishes *Hepsetus odoë*. *Acta Zool. Stock.*, **43** : 255-295.

BJERRING, H. C., 1977. — A contribution to structural analysis of the head of Craniate animals. The orbit and its contents in 20-22 mm embryos of the North American Actinopterygian *Amia calva* L., with particular reference to the evolutionary significance of an aberrant, nonocular, orbital muscle innervated by the oculo-motor nerve and notes on the metameric character of the head in Craniates. *Zool. SCR.* **6** (2) : 127-183.

BJERRING, H. C., 1979. — Quondam Gill-covers. *Zool. SCR.*, **8** (3) : 235-240.

BRIDGE, T. W., 1904. — Pisces. *In* : S. F. HARMER & A. E. SHIPLEY. *The Cambridge Natural History*, 7, London, Macmillan : 141-537.

BROOM, R., 1909. — The fossil fishes of the Upper Karoo Beds of South Africa. *Ann. S. Afr. Mus.*, **7**, (3) : 251-269.

BROUGH, R., 1939. — *The Triassic fishes of Besano, Lombardy*. London, Br. Mus. (Nat. Hist.) : 1-117.

BYSTROV, A. P. & EFREMOV, I. A., 1940. — *Benthosuchus sushkini* Efr. a Labyrinthodont from the Eotriassic of Sharjenga River. *Tr. Paleontol. Inst. Akad. Nauk SSSR.*, **10**, (1) : 1-152, 2 pl.

CHARDON, M. & HOZ, De la, 1977. — Remarques anatomiques et fonctionnelles à propos du suspensorium de la série operculaire chez *Sternopygus macrurus* et *Eigenmannia virescens* (Teleostei Gymnotodei). *Ann. Soc. R. zool. Belg.*, **106**, (3-4) : 177-191.

COPE, E. D., 1871. — Contribution to the ichthyology of the Lesser Antilles. *Trans. Am. Phil. Soc.*, **14** : 445-483.

DAGET, J., 1950. — Révision des affinités phylogénétiques des Polyptéridés. *Mém. Inst. Fr. Afr. Noire*, **11** : 1-178.

DAGET, J., 1964. — Le crâne des Téléostéens. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, n.s., (A), Zool., **31** (2) : 163-342.

DAGET, J., BAUCHOT, M. L. & R. & ARNOULT, J., 1964. — Développement du chondocrâne et des arcs aortiques chez *Polypterus senegalus* Cuvier. *Acta Zool. Stock.*, **46** : 201-244.

DANFORTH, C. H., 1912. — The hearth and arteries of *Polyodon*. *J. Morphol.*, **23** : 409-455.

DEAN, B., 1907. — Notes on Acanthodian sharks. *Am. J. Anat.*, **7** (2) : 209-222.

DE BEER, G. R., 1925. — Contribution to the development of the skull in Sturgeons. *Q. J. microsc. Sci.*, **69** : 671-687.

DE BEER, G. R., 1937. — *The development of the Vertebrate skull*. Oxford, Clarendon Press, i-xiii + 1-552.

DEVILLERS, C., 1958. — Le crâne des Poissons. *In* : P. P. Grassé, *Traité de Zoologie*, **13** (1) : 551-687, Paris, Masson.

EDGEWORTH, F. H., 1926. — On the hyomandibula of Selachii, Teleostomi and *Ceratodus*. *J. Anat.*, **60** : 173-193.

FOREY, P. L., 1973. — A revision of the Elopiform fishes,

Source : MNHN, Paris

fossil and recent. *Bull. Br. Mus (Nat. Hist.), Geol.*, supl. **10** : 1-222.

FOREY, P. L., 1980. — *Lotimeria* : a paradoxical fish. *Proc. R. Soc. Lond., B. Biol. Sci.*, **208** : 369-384.

FOREY, P. L., 1981. — The Coelacanth *Rhabdoderma* in the Carboniferous of the British Isles. *Palaeontology, Lond.*, **24** (1) : 203-229.

FOX, H., 1963. — The hyoid of *Neoceratodus* and a consideration of its homology in urodele Amphibia. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **141** (4) : 803-810.

FOX, H., 1965. — Early development of the head and pharynx of *Neoceratodus* with a consideration of its phylogeny. *J. Zool. Lond.*, **146** : 470-554.

GARDINER, B. G., 1967. — Further notes on palaeoniscoid fishes with a classification of the Chondrostei. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.), Geol.*, **4** (5) : 143-206.

GARDINER, B. G., 1973. — Interrelationships of Teleostomes. *In* : P. H. GREENWOOD *et al.* Eds, *Interrelationships of fishes. Zool. J. Linn. Soc.*, **53** : 105-135.

GARDINER, B. G., 1984. — The relationships of the Palaeoniscid fishes, a review based on new specimens of *Mimia* and *Moythomasia* from the Upper Devonian of Western Australia. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.), Geol.*, **37** (4) : 173-428.

GAYET, M., 1980. — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons cénomaniens du Liban, anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, (C), **44** : 1-149.

GEOFFROY-SAINT-HILAIRE, E., 1818. — *Philosophie anatomique. Des organes respiratoires sous le rapport de la détermination et de l'identité de leurs pièces osseuses*. Paris : 1-152.

GOODRICH, E. S., 1930. — *Studies on the structure and development of Vetebrates*. London, Macmillan : 1-837.

GOODRICH, E. S., 1958. — *Studies on the structure and development of Vertebrates*. New York, Dover Publ. : 1-837, réédition de 1930.

GOSLINE, W. A., 1969. — The morphology and systematic position of the Alepocephaloid fishes. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.), Zool.*, **18** : 183-218.

GOSLINE, W. A., 1971. — *Functional morphology and classification of Teleostean Fishes*. Honolulu, Uni. Press Hawaii : 1-208.

GOUJET, D., 1972. — Nouvelles observations sur la joue d'*Arctolepis* (Eastman) et d'autres Dolichothoraci. *Ann. Paléontol. Vertébr.*, **58** (1) : 1-11.

GOUJET, D., 1973. — *Sigaspis*, un nouvel Arthrodire du Devonien inférieur du Spitsberg. *Palaeontogr. Am.*, **143** : 73-88.

GOUJET, D., 1975. — *Dicksonosteus*, un nouvel Arthrodire du Dévonien du Spitsberg. Remarques sur le squelette viscéral des Dolichothoraci. *In* J. P. LEHMAN, Ed., *Problèmes actuels de Paléontologie : Évolution des Vertébrés*. Coll. intern. C.N.R.S. (**218**) : 81-99.

GOUJET, D., 1982. — Les affinités des Placodermes, une revue des hypothèses actuelles. *Géobios*, mém. spéc. **6** : 27-38.

GOUJET, D., 1984. — Les poissons Placodermes du Spitsberg : Arthrodires Dolichothoraci de la Formation de Wood bay (Dévonien inférieur). *Cah. Paléont.* : 1-284.

GREGORY, W. K., 1904. — The relations of the anterior visceral arches to the chondrocranium. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab.*, **7** : 55-69.

GROSS, W., 1962. — Peut-on homologuer les os des Arthrodires et des Téléostomes ? *In* : *Problèmes de Paléontologie : Évolution des Vertébrés*. Coll. intern. C.N.R.S. (**104**) : 69-74.

GROSS, W., 1969. — *Lophosteus superbus* Pander, ein Teleostome aus dem Silur Oesels. *Lethaia*, **2** : 15-47.

HAMMARBERG, F., 1937. — Zur Kenntnis der Ontogenetischen entwicklung des Schädels von *Lepidosteus platysomus*. *Acta Zool. Stock.*, **18** : 209-337.

HOLMGREN, N., 1940. — Studies on the head in fishes. Part. I : Development of the skull in Sharks and Rays. *Acta Zool. Stock*, **21** : 51-267.

HOLMGREN, N., 1943. — Studies on the head in fishes. Part. IV : General morphology of the head in fish. *Acta Zool. Stock.*, **24** : 1-188.

HOLMGREN, N. & STENSIÖ, E., 1936. — Kranium und Viscralskelett der Akranier, Cyclostomen und Fische. *In* L. BOLK, E. GOPPERT, E. KALLIUS & W. LUBOSCH, Eds, *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*, **4** : 233-500.

HUXLEY, T. H., 1876. — Contributions to morphology. Ichthyopsida. — N° 1. On *Ceratodus forsteri*, with observations on the classification of Fishes. *Proc. Zool. Soc. Lond.* : 24-59.

JANVIER, P., 1974. — Preliminary report on late Devonian fishes from central and eastern Iran. *Rep. Geol. Surv. Iran*, **31** : 5-47.

JARVIK, E., 1954. — On the visceral skeleton in *Eusthenopteron* with a discussion of the parasphenoid and palatoquadrate in fishes. *K. sven. Vetenskapsakad. Handl.*, (4), **5** (1) : 1-104.

JARVIK, E., 1972. — Middle and Upper Devonian Porolepiformes from east Greenland with special reference to *Glyptolepis groenlandica* n. sp. and a discussion on the structure of the head in the Porolepiformes. *Medd. Gronl.*, **187** (2) : 1-307.

JARVIK, E., 1977. — The systematic position of Acanthodian fishes. *In* S. M. ANDREWS, R. S. MILES & A. D. WALKER Eds, *Problems in Vertebrate Evolution*, London, Academic Press : 199-225.

JARVIK, E., 1980 a. — *Basic structure and evolution of Vertebrates*. London, Academic Press, **1** : i-xvi + 1-576.

JARVIK, E., 1980 b. — *Basic structure and evolution of Vertebrates*. London, Academic Press, **2** : i-xii + 1-338.

JOLLIE, M., 1962. — *Chordate morphology*. Pittsburg, Reinhold Books in the Biol. Sci. : 1-478.

JOLLIE, M. 1971. — A theory concerning the early evolution of the visceral arches. *Acta Zool. Stock.*, **52** : 85-96.

JOLLIE, M., 1980. — Development of head and pectoral girdle skeleton and scales in *Acipenser*. *Copeia* (2) : 226-249.

KASANTSEVA, A. A., 1974. — Le mécanisme de la respiration des Paléoniscidés et son évolution dans la sous-classe des Actinoptérygiens. *Vopr. Ikhtiol.*, **14** (1) : 3-19.

LAUDER, G. V., 1979. — Feeding mechanisms in primitive Teleosts and in the Halecomorph fish *Amia calva*. *J. Zool. Lond.*, **187** : 543-578.

Source : MNHN, Paris

LAUDER, G. V., 1980 a. — The role of the hyoid apparatus in the feeding mechanism of the Coelacanth *Lotimeria chalumnae*. *Copeia*, **1** : 1-9.

LAUDER., G. V., 1980 b. — Evolution of the feeding mechanism in primitive Actinopterygian fishes : A functional anatomical analysis of *Polypterus*, *Lepisosteus* and *Amia*. *J. Morphol.*, **163** : 283-317.

LAUDER, G. V. & LIEM, K. F., 1983. — The evolution and interrelationships of the Actinopterygian fishes. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **3** (3) : 95-197.

LEHMAN, J. P., 1947. — Description de quelques exemplaires de *Cheirolepis canadensis* (Whiteaves). *K. sven. Vetenskapsakad. Handl.*, (3), **24** (4) : 5-40.

LEHMAN, J. P., 1952. — Étude complémentaire des poissons de l'Eotrias de Madagascar. *K. sven. Vetenskapsakad. Handl.*, (4), **2** (6) : 1-201.

LEHMAN, J. P., 1966. — Actinopterygiens, Crossopterygiens, Dipneustes. *In* : J. PIVETEAU, Ed., *Traité de Paléontologie*, Paris, Masson, **4** (3) : 1-420.

LIEM, K. F., 1970. — Comparative functional anatomy of the Nandinae (Pisces, Teleostei). *Fieldiana Zool.*, **56** : 1-166.

MAYHEW, R. L., 1924. — The skull of *Lepidosteus platostomus*. *J. Morphol.*, **38** : 315-342.

MILES, R. S., 1965. — Some features in the cranial morphology of Acanthodians and the relationships of the Acanthodii. *Acta Zool. Stock.*, **46** : 233-255.

MILES, R. S., 1967. — The cervical joint and some aspects of the origin of the Placodermi. *In* : J. P. LEHMAN, Ed., *Problèmes actuels de Paléontologie : Évolution des Vertébrés., Coll. intern. C.N.R.S.* (**163**) : 49-71.

MILES, R. S., 1968. — Jaw articulation and suspension in *Acanthodes* and their significance. *In* : Nobel Symp. 4, *Current problems of Lower Vertebrate Phylogeny*, Stockholm, Almquist & Wiksell : 109-127.

MILES, R. S., 1971. — The Holonematidae (Placoderm fishes), a review based on new specimens of *Holonema* from the Upper Devonian of Western Australia. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B. Biol. Sci.*, (849) : 101-234.

MILES, R. S., 1973. — Relationships of Acanthodians. *In* : P. H. GREENWOOD *et al., Interrelationships of Fishes. Zool. J. Linn. Soc.*, **53** : 63-103.

MILES, R. S., 1977. — Dipnoan (lungfish) skulls and the relationships of the group : a study based on new species from the Devonian of Australia. *Zool. J. Linn. Soc.*, **61** : 1-328.

MILLOT, J. & ANTHONY, J., 1958. — *Anatomie de* Latimeria chalumnae. 1. *Squelette viscéral*. Paris, C.N.R.S. : **1-113**.

MILLOT, J. & ANTHONY, J., 1965. — *Anatomie de* Latimeria chalumnae. 1. *Système nerveux et organes des sens*. Paris, C.N.R.S. : **1-120**.

MILLOT, J., ANTHONY, J. & ROBINEAU, D., 1965. — *Anatomie de* Latimeria chalumnae. III. *Appareil digestif — Appareil respiratoire — Appareil urogénital — Glandes endocrines — Appareil circulatoire — Téguments — Écailles — Conclusions générales*, Paris, C.N.R.S. : 1-198.

MOY-THOMAS, J. A., 1933. — Notes on the development of the chondrocranium of *Polypterus senegalus*. *Quart. J. Micr. Sci.*, **76** : 209-229.

MOY-THOMAS, J. A. & MILES, R. S., 1971. — *Palaeozoic fishes*. London, Chapman & Hall : 1-259.

NELSON G. J., 1968. — Gill-arch structure in *Acanthodes*. Nobel Symp. 4 *Current problems of Lower Vertebrate Phylogeny*. Stockholm, Almquist & Wiksell : 129-143.

NELSON, G. J., 1969. — Gill arches and the phylogeny of fishes with notes on the classification of Vertebrates. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, **141** : 479-552.

NIELSEN, E., 1942. — Studies on Triassic fishes from East Greenland. I. *Glaucolepis* and *Boreosomus*. *Medd. om Gronland*, **138** : 1-403.

NIELSEN, E., 1949. — Studies on Triassic fishes from East Greenland. II. *Australosomus* and *Birgeria*. *Medd. Gronl.*, **146** (1) : 1-309.

NORMAN, J. R., 1926. — The developement of the chondrocranium of the Eel (*Anguilla vulgaris*), with observations of the comparative morphology and developement of the chondrocranium in Bony fishes. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B. Biol. Sci.*, **214** : 369-464.

OLSEN, P. E., 1984. — The skull and pectoral girdle of the Parasemionotid fish *Watsonulus eugnathoides* from the early Triassic Sakamena group of Madagascar, with comments on the relationships of the Holostean fishes. *J. Vertebr. Paleontol.*, **4** (3) : 481-499.

OTTO, H. D., 1984. — Der Irrtum der Reichert-Gauppsehen Theorie. Ein Beitrag zur Onto — und Phylogenese des Kiefergelenks und der Gehörknecöchelden der Säugetiere. *Anat. Anz.*, **155** : 223-238.

PARKER, W. K., 1882. — On the structure and development of the skull in Sturgeons (*Acipenser ruthenus* et *A. sturio*). *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B. Biol. Sci.*, **173** (1) : 139-185, pl. 12-18.

PATTERSON, C., 1964. — A review of Mesozoic Acanthopterygian fishes, with special reference to those of the English Chalk. *Phil. Trans. R. Soc. Lond., B. Biol. Sci.*, **247** (739) : 213-482.

PATTERSON, C., 1973. — *Interrelationships of fishes. Zool. J. Linn. Soc.*, **53** : 233-305.

PATTERSON, C., 1982. — Morphology and interrelationships of primitive Actinopterygian fishes. *Am. Zool.*, **22** : 241-259.

PEARSON, D. M., 1982. — Primitive bony fishes, with special reference to *Cheirolepis* and Palaeonisciform Actinopterygians. *Zool. J. Linn. Soc.*, **74** : 35-67.

PEARSON, D. M. & WESTOLL, T. S., 1979. — The Devonian Actinopterygian *Cheirolepis* Agassiz. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, **70** : 337-399.

PEHRSON, T., 1922. — Some points in the cranial development of Teleostomian fishes. *Acta Zool. Stock.*, **3** : 1-63.

PIVETEAU, J., 1939-1940. — Paléontologie de Madagascar. 24. Nouvelles recherches sur les poissons du Trias inférieur. *Ann. Paléontol.*, **28** : 71-88.

POPLIN, C., 1974. — Études de quelques Paléoniscides pennsylvaniens du Kansas. *Cah. Paléont.* : 1-151.

REGAN, C. T., 1923. — The skeleton of *Lepidosteus*, with remarks on the origin and evolution of the lower Neopterygian fishes. *Proc. Zool. Soc. Lond.* : 445-461.

RIDEWOOD, W. G., 1894. — On the hyoid arch of *Ceratodus*. *Proc. Zool. Soc. Lond.* : 632-640.

ROBINEAU, D. & ANTHONY, J., 1973. — Biomécanique du crâne de *Lotimeria chalumnae* (poisson Crossoptérygien

Source : MNHN, Paris

Coelacanthidé). *C. R. Acad. Sci. Paris* (D), **276** : 1305-1308.

ROSEN, D. E., FOREY, P. L., GARDINER, B. G. & PATTERSON, C., 1981. — Lungfishes, Tetrapods, Paleontology, and Plesiomorphy. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, **167** (4) : 163-275.

SCHAEFFER, B., 1968. — The origin and basic radiation of the Osteichthyes. Nobel Symp. 4 *Current problems of Lower Vertebrate Phylogeny*, Stockholm, Almquist & Wiksell : 207-222.

SCHAEFFER, B., 1973. — Interrelationships of Chondrosteans. *In* : P. H. GREENWOOD *et al.* Eds., *Interrelationships of fishes. Zool. J. Linn. Soc.*, **53** : 207-226.

SCHAEFFER, B., 1975. — Comments on the origin and basic radiation of the Gnathostome fishes with particular reference to the feeding mechanism. *In* : J. P. LEHMAN, Ed., *Problèmes actuels de Paléontologie : Évolution des Vertébrés*. Coll. intern. C.N.R.S. (**218**) : 101-109.

SCHAEFFER, B. & ROSEN, D. E., 1961. — Major adaptative levels in the evolution of the Actinopterygian feeding mechanism. *Amer. Zool.*, **1** (2) : 187-204.

SCHAEFFER, B. & WILLIAMS, M., 1977. — Relationships of fossil and living Elasmobranchs. *Am. Zool.*, **17** : 293-302.

SCHAUMBERG, G., 1978. — Neubeschreibung von *Coelacanthus granulatus* Agassiz (Actinistia, Pisces) aus dem Kupferschiefer von Richelsdorf (Perm, W. — Deutschland). *Paläontol. Z.*, **52**, 169-197.

SCHMALHAUSEN, I. I., 1968. — *The origin of terrestrial Vertebrates*. New York, London, Academic Press : 1-314.

SEWERTZOFF, A. N., 1928. — The head skeleton and muscle of *Acipenser ruthenus*. *Acta Zool. Stock.*, **9** : 193-319.

SRINIVASACHAR, H. R., 1962. — Development and morphology of the skull of *Rhyacotriton olympicus* Gaige (Amphibia, Urodela, Amhystomidae). *Morph. Jb.*, **103** (2) : 263-302.

STENSIÖ, E., 1921. — Triassic fishes from Spitzbergen. Part I : i-xxviii + 1-307.

STENSIÖ, E., 1932. — Triassic fishes from East Greenland collected by the Danish Expedition in 1929-1931. *Medd. Gronl.*, **83** (3) : 1-305.

STENSIÖ., E., 1963. — Anatomical studies on the Arthrodiran head. Part I. *K. Sven. Vetenskapsakad. Handl.*, (4), **9** (2) : 1-419.

STENSIÖ, E., 1969. — Arthrodires. *In* : J. PIVETEAU Ed. *Traité de Paléontologie*, Paris, Masson, **4** (2) : 71-692.

STÖHR, P., 1882. — Zur entwicklungsgeschichte des Kopfskeletes der Teleostier. *In* : Festschrigt Dritten Sacculariefeier Alma Julia Maximiliana Würzburg, (2) : 73-93.

TATARKO, K., 1936. — Der Kiemendeckelapparat und seine Verbingung mit dem Hyoid-und Kieferbogen bei den Acipenseriden. *Zbirnik Ptac'z morfologij tvarin [Trundy Instituta Zoologij ta Biologij]*, Acad. Sci. R.S.S. Ukraine, **3** (3) .: 5-67.

TATARKO, K., 1937. — Der Kiefer-und Hyoidbogen der Kiemendeckelapparat bei den Polyodontiden. *Zbirnik Prac'z morfologij tvarin [Trudy Instituta Zoologij ta Biologij]*, Acad. Sci. R.S.S. Ukraine, **16** (4) : 47-73.

TCHERNAVIN, V. V., 1953. — The feeding mechanisms of a deep sea fish : *Chauliodus sloani* Schneider. *Br. Mus. (Nat. Hist.)* : 1-101.

THOMSON, K. S., 1967. — Mechanisms of intercranial kinetics in fossil Rhipidistian fishes (Crossopterygii) and their relatives. *J. Linn. Soc.*, (Zool.), **46** (310) : 223-253.

TRAQUAIR, R. H., 1877. — The ganoid fishes of the British carboniferous formations. Part. I. Palaeoniscidae. *Palaeontol. Soc.*, **31** : 1-60.

VANDEWALLE, P., 1978. — Analyse des mouvements potentiels de la région céphalique du goujon, *Gobio gobio* (L.) (Poisson Cyprinidae). *Cybium* (3), **3** : 15-33.

VANDEWALLE, P., SEILLER, P. & CHARDON, M., 1982. — Particularités anatomiques et fonctionnelles de la région céphalique de *Blennius pholis* L. (Pisces, Blenniidae). *Cybium*, (3), **6** (4) : 73-94.

VAN WIJHE, J. W., 1882. — Über das Visceralskelett und die Nerven des Kopfes der ganoiden und von *Ceratodus*. *Niederl. Arch. Arch. Zool.*, **5** (3) : 207-320.

VÉRAN, M., 1981. — Apports de l'ichthyofaune éodévonienne et éotriasique du Spitsberg à l'étude du symplectique et de l'interhyal de l'arc hyoidien des poissons Téléostomes. *C. R. Acad. Sci. Paris*, (2), **293** 199-202.

VÉRAN, M., 1988. — Découverte d'un os lahial chez un « Chondrostéen » (Pisces, Actinopterygii) du Trias inférieur du Spitsberg. *C.r. Acad. Sci. Paris*,

VÉRAN, M., sous presse. — Les rapports mâchoires-endocrâne et les relations phylétiques des Gnathostomes fossiles et actuels. *Palaeovertebrata*.

VOROB'EVA, E. I., 1977. — Morfologija i osobennosti evoljucii Kisteleryh ryb. *Tr. Paleontol. Inst. Akad. Nauk SSSR.*, **163** : 1-238.

WATSON, D. M. S., 1926. — The evolution and origin of the Amphibia. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, (B), **214** : 189-257.

WATSON, D. M. S., 1937. — The Acanthodian fishes. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, (B), **228** (549) : 49-146.

WENZ, S., 1967. — Compléments à l'étude des Poissons Actinoptérygiens du Jurassique français. *Cah. Paléont.* : 1-276.

WILEY, E. O., 1976. — The phylogeny and biogeography of fossil and recent gars (Actinopterygii : Lepisosteidae). *Misc. Publ. Univ. Kansas*, **64** : 1-111.

WILEY, E. O., 1979. — Ventral gill arch muscles and the interrelationships of Gnathostomes, with a new classification of the Vertebrata. *Zool. J. Linn. Soc.*, **67** : 149-179.

WOODWARD, A. S., 1895. — *Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History), London*. Pt 3 : i-xlii + 1-545.

WOODWARD, A. S., 1918. — The fossil fishes of the English Wealden and Purbeck formations. *Palaeontol. Soc.*, Pt 2 : 49-104.

WOSKOBOINIKOFF, M. M., 1932. — Der Apperat der Kiemenatmung bei den Fischen. *Zool. J.*, **55** (3) : 315-488.

ZIDEK, J., 1980. — *Acanthodes lundi*, new species (Acanthodii), and associated coprolites from uppermost mississipian hearth formation of central Montana. *Ann. Carnegie Mus.*, **49** (3) : 49-78.

BIBL DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHES

Source : MNHN, Paris

PLANCHE I

Boreosomus reuterskioldi Stensiö

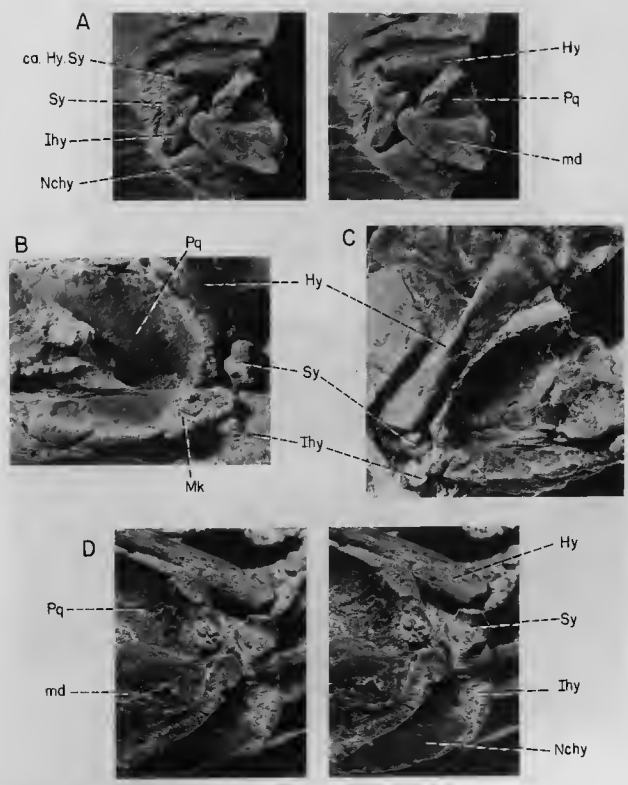
A) Symplectique et interhyal en connexion l'un avec l'autre.
Vue stéréoscopique (× 3) de la face latérale droite du spécimen P 1007 b (fig. 3 A).

B) Symplectique et interhyal dissociés.
Vue latérale gauche (× 4) du spécimen SVT 14 b.

C) Hyomandibulaire et éléments accessoires désarticulés.
Vue latérale droite (× 3) du même exemplaire.

D) Vue stéréoscopique latérale (× 3) de la région postérieure des arcs mandibulaire et hyoïdien (les éléments de l'arc hyoïdien sont dissociés). Spécimen SVT 15 b.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Planche II

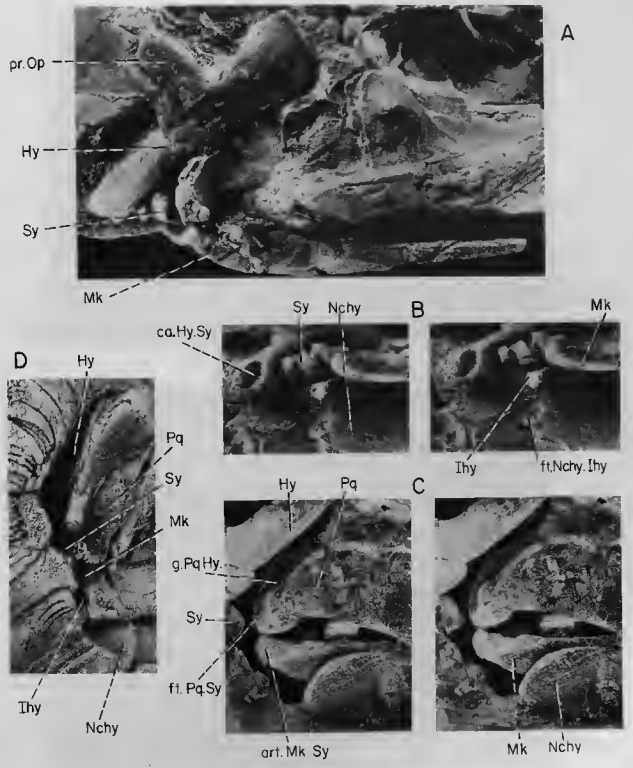
A) *Boreosomus reuterskioldi* Stensiö
Vue latérale (× 3) de la face droite du spécimen PMUU.P?

B) *Boreosomus reuterskioldi* Stensiö
Vue stéréoscopique (× 3) d'une partie de la face ventrale du même spécimen montrant la cavité de l'hyomandibulaire où s'articulait le symplectique et la fossette du néocératohyal où s'articulait l'interhyal.

C) *Boreosomus reuterskioldi* Stensiö
Vue stéréoscopique (× 3) de la face mésiale gauche du spécimen SVT 13 b (fig. 3 B) montrant la fossette du palatocarré et la surface de l'os de Meckel sur lesquelles s'articulait le symplectique.

D) *Boreosomus gillioti* Priem
Vue latérale (× 3) de l'empreinte négative naturelle de la région postérieure de l'arc hyoïdien droit. Les éléments accessoires sont dissociés l'un de l'autre ; mais le symplectique est encore articulé avec l'hyomandibulaire ainsi que l'interhyal avec le néocératohyal. Spécimen MAE 68 a.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

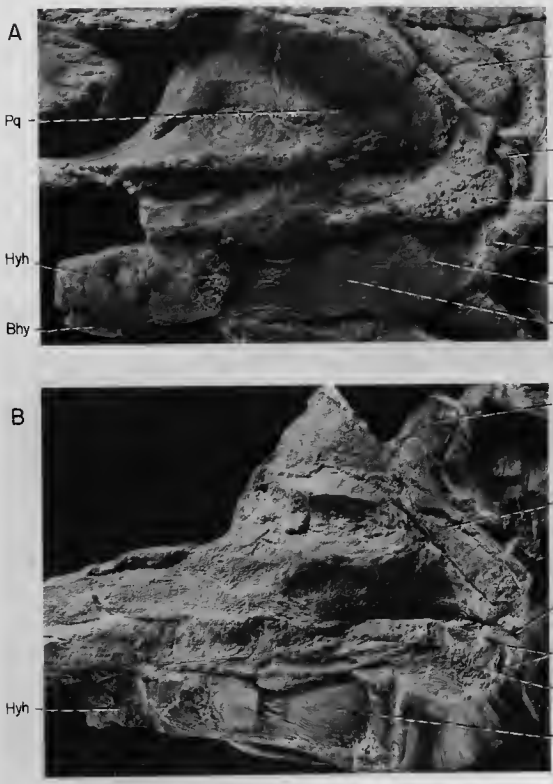
PLANCHE III

Acrorhabdus sp.

A) Vue latérale (× 2) de tous les éléments de l'arc hyoïdien gauche dont le symplectique et l'interhyal sont désarticulés. Spécimen P. 1009.

B) Vue latérale (× 2) montrant l'arc hyoïdien gauche en place, mais incomplet en raison de la non ossification de l'interhyal et du néocératohyal postérieur. Spécimen SVT 6a.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE IV

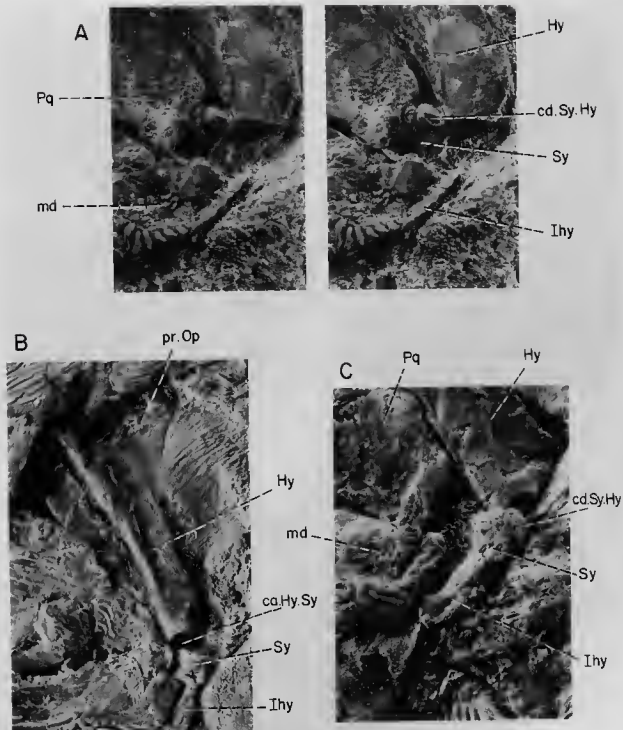
Ptycholepis bollensis Agassiz

A) Vue stéréoscopique latérale (× 3) du symplectique gauche en connexion avec le palatocarré. Spécimen 26 (fig. 6 B).

B) Vue latérale gauche (× 3) de l'hyomandibulaire, du symplectique et de l'interhyal en connexion l'un avec l'autre. Spécimen STC 28 (fig. 6 A)..

C) Détail de la région moyenne de l'arc hyoïdien gauche (× 4,5) en vue latérale : les éléments accessoires sont encore reliés l'un à l'autre mais le symplectique est désarticulé de l'hyomandibulaire et de l'arc mandibulaire. Spécimen STC 41.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE V

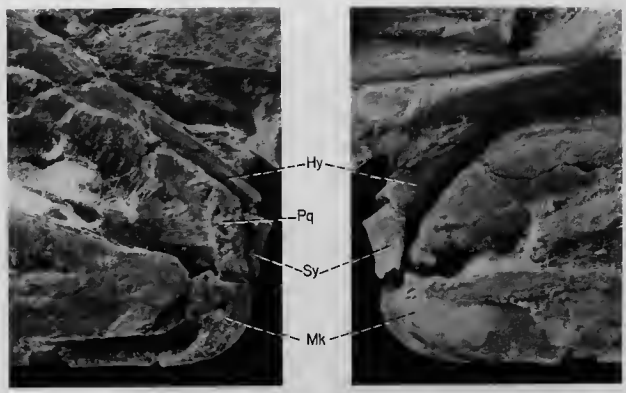
« Pygopterus» degeeri Stensiö
Spécimen SVT 30 b

A) Vue latérale (× 3) de la région postérieure de l'arc mandibulaire gauche associé à l'hyomandibulaire et au symplectique.

B) Vue mésiale (× 3) de la même région (fig. 7 B).

C) Vue stéréoscopique mésiale (× 4) montrant les articulations du symplectique avec l'hyomandibulaire, le palatocarré et l'os de Meckel (le symplectique est légèrement déplacé vers le haut).

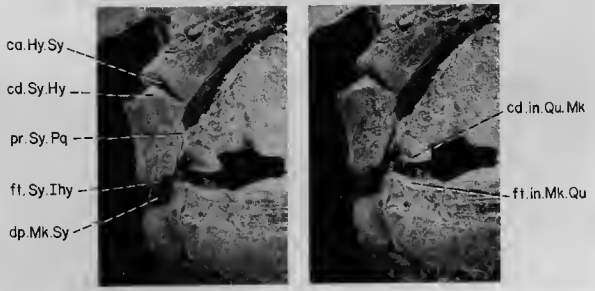
Source : MNHN, Paris



A

B

C



BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VI

A) *Perleidus woodwardi* Stensiö
Symplectique en relation avec le palatocarré et l'hyomandibulaire. Vue latérale gauche (× 3) du spécimen SVT 40.

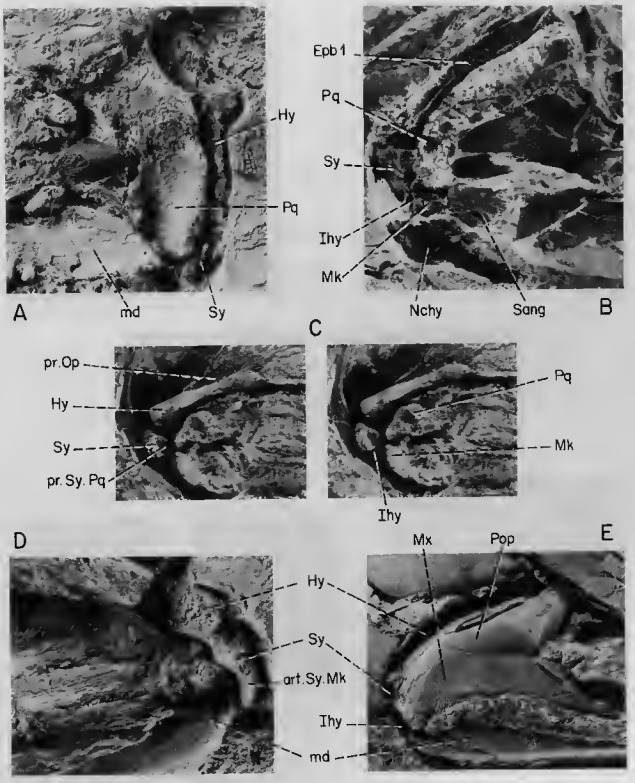
B) *Cheiralepis canadensis* Whiteaves
Symplectique et interhyal en connexion l'un avec l'autre (ils sont en partie cachés par le palatocarré et l'os de Meckel). Vue latérale droite (× 3) du spécimen P 2991 a (fig. 8).

C) *« Pteronisculus » gyrolepidoides* Stensiö
Hyomandibulaire, symplectique et interhyal désarticulés. Vue stéréoscopique latérale droite (× 3) du spécimen SVT 38 (fig 9 B).

D) *Pteronisculus magna* Nielsen
Vue latérale (× 3) du symplectique gauche dont la face d'articulation avec la mandibule est très développée. Spécimen VP 787 A.

E) *Cocconiscus wildi* Watson
Joue droite sur laquelle s'observe, en empreinte naturelle négative, l'hyomandibulaire, le symplectique et l'interhyal. Vue latérale (× 3) de l'holotype n° 12451.

Source : MNHN, Paris



BIBL.DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VII

Porolepis brevis Jarvik
Spécimen SVD 246

A-B) Vues latérales gauches (× 4) illustrant les relations du symplectique. Après son isolement de la gangue, le symplectique a été replacé en connexion :
A — soit avec l'arc mandibulaire ;
B — soit avec l'hyomandibulaire.

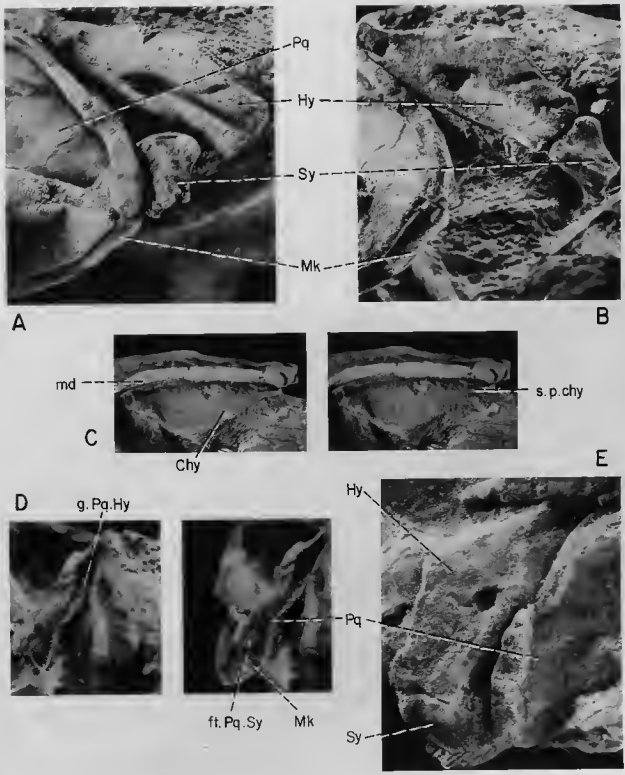
C) Vue stéréoscopique (× 2) d'une partie de la face ventrale du spécimen montrant le cératohyal gauche sur sa face latérale.

D) Vue stéréoscopique (× 2) de la face postérieure du palatocarré et de l'os de Meckel gauche.

E) Vue latérale droite (× 4) de l'hyomandibulaire et du symplectique en connexion l'un avec l'autre.

Clichés photographiques D. SERRETTE.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Date de distribution : 23 décembre 1988.

Dépôt légal : décembre 1988.

IMPRIMERIE F. PAILLART — ABBEVILLE

N° d'impression : 7086

Dépôt légal : 4e trimestre 1988

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

DERNIERS TITRES PARUS
RECENTLY PUBLISHED MEMOIRS

Série A (Zoologie) :

Tome 141 : Jean-Pierre Hugot, 1988 — Les Nématodes Syphaciinae, parasites de Rongeurs et de Lagomorphes. Taxonomie. Zoogéographie. Évolution. 154 pp. (ISBN 2-85643-157-1) 200 FF.

Tome 140 : Alain Dubois, 1988 — The genus in zoology. A contribution to the theory of evolutionary systematics. 124 pp. (ISBN 2-85653-151-2) 150 FF.

Tome 139 : Alain Dubois, 1988 — Le genre en zoologie. Essai de systématique théorique. 132 pp. (ISBN 2-85653-152-0) 150 FF.

Tome 138 : Christian Erard, 1987 — Écologie et comportement des gobe-mouches (Aves : Muscicapinae, Platysteirinae, Monarchinae) du Nord-Est du Gabon. 256 pp. (ISBN 2-85653-142-3) 250 FF.

Tome 137 : Jacques Forest, 1987 — Résultats des campagnes Musorstom, volume 3. Les Polychelidae ou « Pagures symétriques » (Crustacea Coenobitoidea). 274 pp. (ISBN 2-85653-141-5) 300 FF.

Série B (Botanique) :

Tome 31 : Odile Poncy, 1985 — Le genre Inga (Légumineuses, Mimosoideae) en Guyane française. Systématique, Morphologie des formes juvéniles, Écologie. 124 pp. (ISBN 2-85653-135-0) 210 FF.

Tome 30 : Lucile Allorge, 1985 — Monographie des Apocynacées — Tabernaemontanoïdées américaines. 216 pp. (ISBN 2-85653-132-6) 280 FF.

Tome 29 : Monique Keddam-Malplanche, 1985 — Le Pollen et les stomates des Gardéniées (Rubiacées) du Gabon. Morphologie et tendances évolutives. 109 pp. (ISBN 2-85653-131-C-8) 220 FF.

Tome 28 : Marie-France Roquebert, 1981 — Analyse des phénomènes pariétaux au cours de la conidiogenèse chez quelques Champignons microscopiques. 79 pp. (ISBN 2-85653-116-4) 130 FF.

Tome 27 : Auteurs multiples, 1981 — Entretiens du Muséum : Palynologie et Climats, 16-18 octobre 1979. 302 pp. (ISBN 2-85653-110-5) 300 FF.

Série C (Sciences de la Terre) :

Tome 53 : Donald E. Russell, Jean-Pierre Santoro and Denise Sigogneau-Russell, 1988 — Teeth Revisited : Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology. 462 pp. (ISBN 2-85653-148-2) 625 FF.

Tome 10 : Jacques Roger, 1962 (Réimpression/Reprint 1988) — Les Époques de la nature. Éditions critique. 344 pp. (ISBN 2-85653-160-1) 100 FF.

Tome 52 : Donald E. Russell and Zhai Ren-Jie, 1987 — The Paleogene of Asia: mammals and stratigraphy. 490 pp. (ISBN 2-85653-140-7) 300 FF.

Tome 51 : Mireille Gayet, 1986 — Ramallichtys Gayet du Cénomanien inférieur marin de Ramallah (Judée), une introduction aux relations phylogénétiques des Ostariophysi. 81 pp. (ISBN 2-85653-138-5) 130 FF.

Tome 50 : Jean-Marie Rouchy, 1983 — La genèse des évaporites messiniennes de Méditerranée. 267 pp. (ISBN 2-85653-122-9) 290 FF.

Prix hors taxe, valides jusqu'à juin 1989. Frais de port en sus. Vente en France : TVA 4 %.

Prices in French Francs are valid until June 1989. Postage not included.

Source : MNHN, Paris

22 DEC. 1988

Monette VÉRAN est assistante à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle. Le présent mémoire est fondé sur le minutieux travail de dégagement des os du squelette interne de poissons fossiles, remarquablement conservés, et récoltés au Spitsberg en 1969 par la mission paléontologique française. La découverte, chez les Actinoptérygiens de l'Eotrias, de plusieurs éléments de l'endosquelette a conduit l'auteur à étendre son domaine d'étude aux autres Gnathostomes, fossiles et actuels.

ÉDITIONS
DU MUSÉUM
38,
RUE GEOFFROY
SAINT-HILAIRE
75005 - PARIS
1988
ISBN . 2-85653-154-7
ISSN . 0246-1196

PRIX : 156 FF TTC (France)
150 FF (Étranger)

Source : MNHN, Paris